

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL**

**ABAISSMENT ARTIFICIEL DE LA THERMOCLINE D'UN LAC :  
EFFETS SUR LE PLANCTON**

**MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE**

**PAR  
ARIANE CANTIN**

**DÉCEMBRE 2009**

# UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Service des bibliothèques

## Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement n°8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Le premier remerciement de mon mémoire va à ma directrice Beatrix Beisner. Son enthousiasme et son soutien furent cruciaux à plusieurs moments de ma maîtrise. Elle est un modèle pour moi en tant que scientifique, mais aussi en tant que femme. Je remercie aussi Marc Amyot, John Chételat, John Gunn et Yves Prairie qui sont impliqués dans le projet de mélange du lac Croche pour leur aide.

Je tiens à dire merci à Pascale Gibeau, Richard Vogt et Sonya Lévesque, des collègues et amis dont les conseils et commentaires furent importants dans la réalisation de ma maîtrise. Ce projet n'aurait pas pu être possible sans le support technique de Jacques Mercier, Daniel Vaudry, Éric Boucher, Jason Houle, Lee Haslam, Dan Dechaine et les techniciens de la compagnie SolarBee inc. L'échantillonnage fut effectué avec l'aide de : Marie-Eve Denis, Tiffany Lachartre, Sonya Lévesque et Maria José Maezo. Un gros merci à toute l'équipe de la Station de Biologie des Laurentides pour leur accueil plus que chaleureux. Plusieurs de mes amis sont venus nous aider à chercher des quais, taper la neige en raquette et scier des trous dans la glace, je ne les nommerai pas ici de peur d'en oublier quelques uns, mais je les remercie du fond du cœur. Il est aussi important pour moi de souligner l'importance du soutien apporté par toute l'équipe du GRIL-UQAM (étudiants et professeur).

Mes derniers remerciements iront aux gens de mon entourage qui furent durant ces deux années si encourageants avec moi. Tout d'abord mes parents Serge et Lorraine, pour leur support moral et leurs nombreuses « subventions parentales ». Antoine, mon copain, qui m'endure, m'écoute, m'encourage et m'aime. Je tiens finalement à remercier mes amis et mes compatriotes de l'équipe de triathlon Ytri pour avoir partager tant de beaux moments qui m'ont permis de décrocher de mon projet, pour mieux y revenir !

Je remercie aussi le CRSNG de m'avoir offert une bourse de maîtrise ainsi que le FCI et le CRSNG pour le financement accordé à mon laboratoire.

## **AVANT-PROPOS**

Ce mémoire a été rédigé sous la forme d'un mémoire par article. Ceci explique la forme particulière du chapitre II rédigé en anglais sous la forme d'un article scientifique, le tout à des fins de publications. L'auteur principal de cet article est moi-même, Ariane Cantin, qui a réalisé le plan d'échantillonnage, la prise de données, l'analyse de celles-ci et la rédaction de l'article. Le premier co-auteur est ma directrice de recherche, Beatrix E. Beisner, qui m'a grandement aidée et guidée dans l'élaboration du projet et a fourni plusieurs commentaires lors de la rédaction de l'article. Le second co-auteur est John M. Gunn, professeur à l'Université Laurentienne de Sudbury. Il a contribué à l'élaboration du projet expérimental en fournissant beaucoup de matériel (SolarBee®) et de main d'œuvre afin de mettre en place le dispositif expérimental dans le lac Croche. Son aide ne se limite pas au terrain, ses réflexions et commentaires sur les variations observées ont aussi été grandement utiles à la rédaction du présent article. Le troisième co-auteur est Yves T. Prairie, professeur à l'Université du Québec à Montréal. Il a aidé à l'élaboration du projet, a répondu à de multiples questions concernant la physico-chimie des lacs et a, avec des membres de son laboratoire, fourni de l'aide sur le terrain ainsi que l'analyse en laboratoire des échantillons de nutriments. Le rideau utilisé pour l'expérimentation fut fourni par M. Amyot, B. Beisner, J. Gunn et Y. Prairie.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX .....	x
RÉSUMÉ .....	xii
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE I : ÉTAT DES CONNAISSANCES .....	6
2.1 INTRODUCTION .....	6
2.2 ABAISSEMENT POSSIBLE SUR LE LAC CROCHE .....	6
2.3 ÉTUDES SUR LE SUJET .....	9
2.4 MÉLANGE EXPÉRIMENTAL : SOLARBEE® .....	9
2.5 COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE : INFORMATION GÉNÉRALE ET SENSIBILITÉ À L'EXPÉRIMENTATION .....	10
2.5.1 <i>Phytoplankton</i> .....	10
2.5.1.1 Généralités.....	10
2.5.1.2 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline sur le phytoplankton .....	13
2.5.2 <i>Zooplankton</i> .....	15
2.5.2.1 Généralités.....	15
2.5.2.2 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline sur le zooplankton .....	17

3.3.4.2 Zooplankton Vertical Distribution .....	54
<i>3.3.5 Taxonomic Changes .....</i>	<i>59</i>
3.3.5.1 Variation in Phytoplankton Taxonomic Composition .....	59
3.3.5.2 Variation in Zooplankton Taxonomic Composition .....	63
<i>3.3.6 Linking Community Composition to Abiotic Conditions .....</i>	<i>67</i>
3.4 DISCUSSION .....	67
3.4.1 Plankton Habitat Conditions.....	68
3.4.2 Phytoplankton .....	69
3.4.3 Zooplankton.....	72
3.4.4 Caveats.....	74
3.5 CONCLUSION .....	75
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>76</b>
<b>APPENDICE A.....</b>	<b>80</b>
<b>PLANCTON DU LAC CROCHE .....</b>	<b>80</b>
<b>RÉFÉRENCES .....</b>	<b>82</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Profondeur de la thermocline par rapport à la vitesse du vent dans le lac Croche, telle que prédite par l'équation (1). La ligne horizontale grise représente la profondeur de la thermocline en mai 2007 et la ligne horizontale pointillée la profondeur estimée de la zone euphotique.....	8
Figure 3.1 Bathymetric map of Lac Croche (Courtesy of Station de Biologie des Laurentides, Université de Montréal), the stars represent the sampling docks, the dashed line the curtain and the yellow circle the SolarBee®.....	27
Figure 3.2 Schematic representation of the SolarBee mechanism.....	29
Figure 3.3 Thermal profiles of Lac Croche for July and August (ordinal dates 185 to 220) in 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).....	37
Figure 3.4 Percentage of dissolved oxygen (DO%) profiles in Lac Croche for July and August (ordinal dates 185 to 220) in 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F).The dashed line represents the end of the mixing period (F). ....	39
Figure 3.5 Nutrient profiles in Lac Croche for summer 2008 (ordinal dates) for total phosphorus (A,B), dissolved inorganic carbon (C,D) and dissolved organic carbon (E,F) for Basins 2 (A, C, E) and 3 (B, D, F). The dashed line represents the end of the mixing period (B,D,F). ....	40
Figure 3.6 Regression of total phytoplankton concentration (left) and total zooplankton biomass (right) time residuals in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3. ....	43

- Figure 3.7 Regression of phytoplankton spectral group biomass time residuals (Greens: A, Cyanobacteria : B, Browns (Dinoflagellates, Diatoms and Chrysophytes) : C, Cryptophytes : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3. .... 44
- Figure 3.8 Regression of cladoceran zooplankton density time residuals (*Daphnia* spp.: A, *Bosmina* sp.: B, *Holopedium gibberum* : C, total cladocerans : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3. .... 45
- Figure 3.9 Regression of copepod zooplankton density time residuals (calanoids : A, cyclopoids: B, total copepods : C)46 in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3. .... 46
- Figure 3.10 Regression of rotifer zooplankton density time residuals (*Keratella taurocephala*. : A, *Keratella cochlearis* : B, *Kellicottia* sp. : C, total rotifers : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3..... 47
- Figure 3.11. Total phytoplankton vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F). .... 49
- Figure 3.12 Green algae vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F). .... 50
- Figure 3.13 Cyanobacteria vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F). .... 51



Figure 3.14 Brown algae vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F). .....	52
Figure 3.15 Cryptophyte vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F). .....	53
Figure 3.16 Total zooplankton biomass vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period. ....	55
Figure 3.17 Small zooplankton (300-500 $\mu\text{m}$ ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period. ....	56
Figure 3.18 Medium zooplankton (500-750 $\mu\text{m}$ ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period.....	57
Figure 3.19 Large zooplankton (> 750 $\mu\text{m}$ ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period. ....	58

## LISTE DES TABLEAUX

Table 3.1 Percentage of total basin volume occupied by each major water column stratum averaged over the whole summer (July through August) 2007 and 2008....	38
Table 3.2 Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening alone (Basin 2 minus Basin 1) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks(*) indicate significant differences. The p-values one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.....	60
Table 3.3. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with turbulence alone (Basin 3 minus Basin 2) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008..	61
Table 3.4. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening + turbulence (Basin 3 minus Basin 1) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.....	62
Table 3.5. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening alone (Basin 2 minus Basin 1) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008..	64
Table 3.6. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with turbulence alone (Basin 3 minus Basin 2) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008..	65

Table 3.7. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening + turbulence (Basin 3 minus Basin 1) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008. ....	66
---	----

## RÉSUMÉ

La stratification thermique d'un lac, caractérisée par la présence d'une thermocline, est un déterminant important dans la distribution verticale de la communauté planctonique. L'objectif de la présente étude est de déterminer l'effet de l'abaissement de la thermocline sur les communautés de zooplanctons et de phytoplanctons. Pour ce faire, une simulation de ce phénomène a été réalisée dans un bassin (de trois au Lac Croche, Québec, Canada) en utilisant un instrument mélangeant la colonne d'eau. Diverses variables furent échantillonnées en profils verticaux au point le plus profond de chacun des bassins durant deux étés : une année témoin (2007) et une année d'expérimentation (2008). Ces variables sont relatives à la physico-chimie de l'eau ainsi qu'aux caractéristiques de la communauté planctonique. Le bassin expérimental fut mélangé dès le printemps 2008. Les mesures prises durant l'expérimentation sont comparées aux mesures de l'année témoin et aux mesures des deux autres bassins. Un des bassins étant un témoin et l'autre un témoin uniquement au niveau de la turbulence car sa thermocline s'est aussi abaissée suite à l'expérimentation. Les résultats obtenus démontrent que le mélange a entraîné un abaissement de la thermocline, de 5 m en août 2007 à 8 m en août 2008 dans le bassin expérimental et de 5 m à 6,5 m dans le bassin intermédiaire. Cette variation a engendré une modification de la distribution verticale du plancton. De plus, l'abaissement a avantagé les algues vertes, les algues brunes ainsi que les cryptophytes. Le mélange accru a avantagé les algues vertes ainsi que certains zooplanctons, les rotifères et les copépodes cyclopoïdes. Seules les cyanobactéries ont présenté une réponse négative à la hausse de la turbulence. L'abaissement de la thermocline est une conséquence envisagée des changements climatiques, des feux de forêt ainsi que des coupes forestières. Les résultats obtenus dans ce projet pourraient ainsi aider à prédire les variations futures des populations planctoniques et guider les stratégies de conservation des écosystèmes aquatiques.

Mots clés : phytoplancton, profondeur de mélange, thermocline, turbulence, zooplancton

## INTRODUCTION

Tous les écosystèmes sont caractérisés par un réseau trophique qui leur est propre. Celui-ci présente une structure en plusieurs niveaux unis par des relations alimentaires et régissant les flux d'énergie et de matière. Dans un lac, la production primaire est principalement assurée par le phytoplancton. Ces organismes photosynthétiques utilisent l'énergie lumineuse pénétrant dans l'eau pour effectuer la photosynthèse. Les herbivores qui se nourrissent du phytoplancton sont les zooplanctons. Ce plancton animal est à son tour proie des poissons planctonivores, il assure ainsi le passage de l'énergie produite par les producteurs primaires vers les plus hauts maillons du réseau trophique. Des changements dans la communauté planctonique d'un lac peuvent donc avoir un impact majeur sur l'écosystème aquatique.

Plusieurs facteurs influencent les patrons de distribution des organismes. Lorsque l'on étudie à grande échelle, la distribution spatiale de la plupart des organismes semble être intimement reliée à des facteurs physiques. Alors que les processus biologiques tels la prédation et la compétition viennent agir à des échelles plus petites (Wiens 1989). Ces considérations générales s'appliquent bien au plancton qui ne présente pas une distribution aléatoire. La distribution hétérogène du zooplancton est le résultat de l'interaction de plusieurs variables biotiques et abiotiques (Pinel-Alloul 1995). Le plancton animal est fortement régulé par la biomasse du plancton végétal, mais aussi par celle de ses prédateurs. Les facteurs physico-chimiques influençant le plancton sont multiples, la stratification thermique caractérisée par la présence de la thermocline est l'un d'eux.

La thermocline est située au milieu de la couche médiane d'eau, le métalimnion, définie par l'endroit dans la colonne d'eau où la température de l'eau change de plus de 1 degré centigrade par mètre (Lampert et Sommer 1997). Elle forme ainsi une barrière

physique entre les eaux ayant des densités différentes dues à leurs températures très distinctes. Elle est une zone propice à la croissance du phytoplancton car on y retrouve de la lumière venant de la surface et des nutriments issus de la décomposition dans l'hypolimnion, deux éléments nécessaires à la photosynthèse. L'épilimnion est constitué d'eau de température relativement homogène entre la surface et le métalimnion car la couche est facilement mélangée par les vents à cause d'une densité plus ou moins homogène. L'hypolimnion est la portion la plus profonde, caractérisée par des températures relativement constantes se situant autour de 4 à 6 °C qui est peu mélangée (Lampert et Sommer 1997).

Dans les zones tempérées comme le Québec, la température d'un lac varie beaucoup aux différentes profondeurs de celui-ci, mais aussi tout au long de l'année. Les changements de saisons entraînent des variations dans la stratification thermique. Pour la plupart des lacs profonds, deux brassages de la colonne d'eau ont lieu chaque année, ce sont des lacs dimictiques. Dès la fonte des glaces, l'action des vents mélange le lac et les radiations solaires viennent réchauffer les eaux superficielles provoquant ainsi une uniformisation des températures dans la colonne d'eau, c'est le brassage printanier. Plus les eaux de surface se réchauffent, plus la différence de température entre la surface et le fond devient prononcée, à un point tel que le vent ne suffit plus pour les mélanger. Cette stratification s'accroît et perdure tout l'été. À l'automne, les températures en surface diminuent provoquant une uniformisation des températures dans toute la colonne d'eau. La barrière physique est ainsi brisée et l'eau se mélange dans toute la colonne d'eau, c'est le brassage automnal. Par la suite la glace s'installe à la surface du lac empêchant ainsi l'action du vent et provoquant une stratification inverse, les eaux les plus froides et moins denses sont à la surface et les plus denses au fond (Lampert et Sommer 1997).

La profondeur à laquelle la thermocline se forme dépend de la bathymétrie du lac, mais aussi des mouvements d'eau dans celui-ci. Les mouvements d'eau mélangent le lac et font en sorte que l'eau épilimnétique chaude est entraînée plus en profondeur, ce

qui provoque un abaissement de la thermocline (George 1981). Les mouvements d'eau à l'origine de ce phénomène sont principalement causés par les vents. La vitesse des vents agissant sur un lac varie selon plusieurs facteurs. Le relief du contour du lac et la végétation présente peuvent agir comme brise-vent. La morphométrie du lac et la présence d'îles peuvent aussi avoir un impact sur le régime de vent auquel le plan d'eau est exposé. Plus le lac sera exposé au vent, plus le mélange des eaux de celui-ci sera important.

Un abaissement naturel de la thermocline des lacs est un phénomène pouvant se produire dans la zone nord-tempérée où se trouve le Québec suite à diverses perturbations. Cet abaissement s'effectuerait à la suite d'une hausse des régimes de vent affectant les lacs. Cette modification est à prévoir dans le futur pour plusieurs raisons. En premier lieu, la déforestation en bordure des plans d'eau élimine la barrière brise-vent (Schindler *et al.* 1990) et peut donc être un facteur entraînant une hausse des vents sur les lacs. Une coupe ou un feu affectant la végétation riveraine peut donc provoquer une hausse des vents entraînant un abaissement de la zone de mélange (Schindler *et al.* 1990 ; France 1997). Dans une étude sur l'effet des coupes forestières, Scully et ses collaborateurs (2000) ont utilisé des données paléolimnologiques pour affirmer que l'effet principal des coupes à proximité des lacs serait d'augmenter la profondeur du mélange des eaux lors des événements de brassage printanier et automnal. La thermocline s'installant dans un lac au printemps, un mélange à des profondeurs plus grandes durant cette période entraînera un abaissement de celle-ci.

Les changements climatiques pourraient provoquer une hausse de la température des eaux de surface liée à la hausse de celle de l'air (DeStasio *et al.* 1996 ; Schindler 2001 ; Elliot *et al.* 2005). Cette augmentation de la température des lacs aurait pour conséquence une intensification de la stratification et une remontée de la thermocline (DeStasio *et al.* 1996 ; Straile *et al.* 2003). Cependant, plusieurs facteurs pourraient venir contrecarrer cet effet. Une étude effectuée dans la zone des lacs expérimentaux (ELA) en Ontario a démontré que pour des lacs de taille modérée, les

changements climatiques pourraient certes provoquer une hausse des températures, mais aussi une baisse de la concentration en carbone organique dissous (COD) dans l'épilimnion permettant à la lumière de pénétrer plus profondément et abaissant ainsi la thermocline (Schindler *et al.* 1996 ; Schindler 1997). Une autre étude réalisée au même endroit a aussi révélé que le mélange des eaux de surface par le vent participerait de façon importante à l'abaissement de la thermocline (Fee *et al.* 1996). Il n'y a pas de consensus établi sur l'effet des changements climatiques sur la thermocline, en fait les différents lacs pourraient réagir de façon différente selon leurs caractéristiques particulières. Cependant, plusieurs chercheurs s'entendent pour dire que les changements climatiques auraient un impact marqué sur les caractéristiques physico-chimiques du lac, mais aussi sur les populations biologiques présentes (Tirok et Gaedke 2007). Une étude conduite dans le lac Kinneret en Israël a démontré que les variations naturelles des vents ont un effet sur le phytoplancton, allant même jusqu'à empêcher la prolifération d'un dinoflagellé, *Peridinium*, lorsque la turbulence est trop grande (Berman et Shteinman 1998). De plus, une étude de Thackeray et ses collaborateurs (2004) a démontré toute l'importance du facteur physique qu'est le vent sur les mouvements d'eau dans un lac ainsi que l'influence de ces phénomènes sur la distribution horizontale des populations du cladocère et herbivore important, *Daphnia galeata*. Il est donc fort probable que les mouvements d'eau pourraient aussi influencer la distribution verticale du plancton.

Le but principal de ce projet de recherche est de voir l'effet de l'abaissement de la thermocline sur la communauté planctonique. La modification de la stratification thermique d'un des trois bassins du lac Croche, situé dans la Station de Biologie des Laurentides de l'Université de Montréal, St. Hippolyte, Québec, Canada, fut effectuée de façon artificielle. Cette expérimentation vise à simuler un abaissement naturel de la thermocline causé par une augmentation des vents affectant un plan d'eau. La composition taxonomique, la production et la distribution verticale du phytoplancton ainsi que du zooplancton sont les variables réponses suivies afin d'étudier l'effet de



l'abaissement de la thermocline. Plusieurs variables physico-chimiques sont aussi utilisées pour expliquer les variations biotiques.

L'approche utilisée est expérimentale car un des trois bassins a été mélangé artificiellement alors que les deux autres furent utilisés comme témoins. Cette approche a permis de simuler une variation naturelle du mélange du lac causant une modification de la stratification thermique. Pour utiliser l'approche descriptive il aurait fallu comparer les données sur de nombreuses années pour ainsi obtenir des printemps où les vents étaient si forts que la formation de la thermocline s'en trouvait fortement changée ou utiliser des données de plusieurs années pour ainsi construire un modèle comme l'ont fait Tirok et Gaedke (2007) dans le lac Constance en Allemagne. Les variations n'auraient probablement pas été assez fortes pour provoquer une modification aussi drastique de la stratification thermique menant à l'observation de changements significatifs chez le plancton. L'utilisation des données préliminaires de 2007 a permis de mettre en évidence les différences entre les variables prises suite à l'expérimentation et les conditions naturelles.

Le présent mémoire de maîtrise est divisé en deux chapitres. Le premier (chapitre I) est un état des connaissances sur le sujet. Il est principalement constitué d'une revue de littérature sur l'effet de la modification de la thermocline et du mélange de la colonne d'eau sur le plancton. Cette section présente les bases sur lesquelles s'appuient cette recherche et explique le bien-fondé de celle-ci. Le second (chapitre II) présente l'expérimentation effectuée et ses impacts sur la communauté planctonique. Il est présenté en anglais, sous forme d'article scientifique, à des fins de publication.

## CHAPITRE I : ÉTAT DES CONNAISSANCES

### 2.1 Introduction

La recherche proposée a pour but de montrer l'effet d'une perturbation physique, le mélange accru. Celui-ci modifiera les propriétés physico-chimiques, une des conséquences les plus importantes étant l'abaissement de la thermocline. De plus, il permettra de déterminer l'impact de cet abaissement et de la hausse de la turbulence sur les communautés planctoniques présentes dans le lac. Ce chapitre présentera en premier lieu les raisons nous portant à croire qu'un abaissement de la thermocline pourrait être causé par la hausse des vents. Les sections suivantes mettront en contexte la recherche par rapport à des études similaires effectuées puis présentera rapidement la méthode de mélange utilisée. Seront ensuite présentées les caractéristiques générales de la communauté planctonique ainsi que les potentielles conséquences d'une telle perturbation sur celle-ci.

### 2.2 Abaissement possible sur le lac Croche

Tel qu'expliqué plus tôt, un abaissement de la thermocline d'un lac des Laurentides (le lac Croche), au Québec est un phénomène pouvant potentiellement se produire dans le futur. Afin de prédire l'effet sur la thermocline d'une augmentation des vents sur notre site d'étude, l'équation (1) tirée de Gorham et Boyce (1989) fut utilisée :

$$h \cong 2.0 \left( \frac{\tau}{g\Delta\rho} \right)^{1/2} L^{1/2} \quad (1)$$

Dans cette équation,  $h$  est la profondeur de la thermocline,  $\tau$  est le stress associé au vent,  $g$  est l'accélération gravitationnelle,  $\Delta\rho$  est le contraste de densité de l'eau entre l'épilimnion et l'hypolimnion au printemps et  $L$  est la longueur du lac estimée par la racine carrée de son aire.

La figure 1.1 représente les profondeurs de thermocline obtenues grâce à l'équation (1) pour le lac Croche. La thermocline de ce lac, au printemps, se situe environ à 3,5 m avec des vents maximaux de 10 m/s. D'après le modèle de Gorham et Boyce, des vents de 22 m/s abaisseraient la thermocline sous la zone euphotique de 7 m et des vents de 35 à 40 m/s seraient nécessaires pour empêcher la stratification de la colonne d'eau au printemps.

Des données recueillies dans la zone des lacs expérimentaux en Ontario (ELA : Experimental Lakes Area) montrent que la vitesse moyenne des vents durant la période sans glace a doublé entre 1969 et 1988, probablement à cause de la perte de végétation due aux coupes et aux feux dans la région (Schindler *et al.* 1990). D'après les prédictions présentées dans la figure 1.1, si les vents violents doublent sur le lac Croche, passant de 10 m/s à 20 m/s, la thermocline descendra jusqu'à environ 6,6 m. Ainsi, la barrière physique qu'est la thermocline restera dans la zone euphotique, mais sera tout de même déplacée vers des intensités lumineuses plus faibles. Il est ici question de vitesses de vents maximales liées aux événements de tempête alors que les données de ELA dont il est question ci-haut sont liées aux vitesses moyennes des vents, il est présumé à des fins de prédiction que les variations seront du même ordre de grandeur.

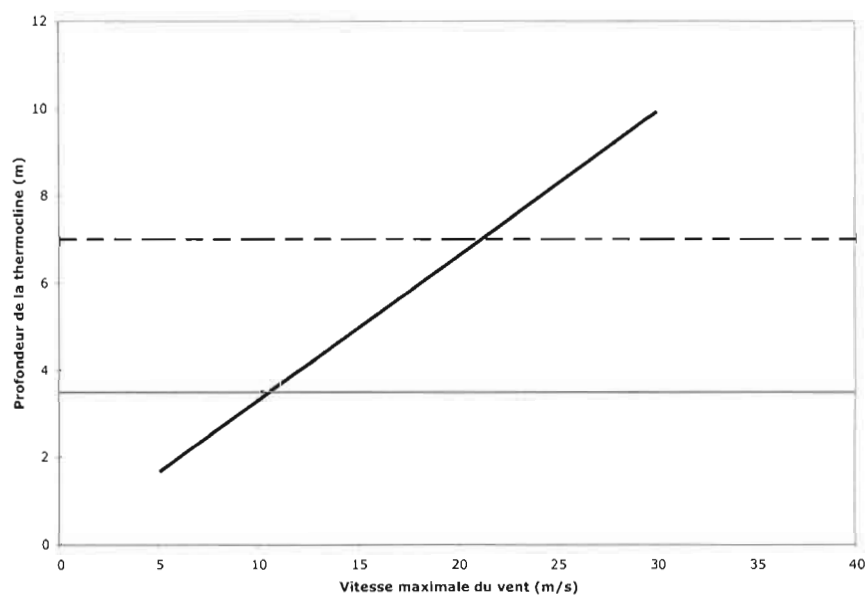


Figure 1.1 Profondeur de la thermocline par rapport à la vitesse du vent dans le lac Croche, telle que prédite par l'équation (1). La ligne horizontale grise représente la profondeur de la thermocline en mai 2007 et la ligne horizontale pointillée la profondeur estimée de la zone euphotique.

### 2.3 Études sur le sujet

Un exemple frappant de l'impact d'une variation du mélange des eaux océaniques est celui de l'effet des années El Niño sur les côtes Pacifiques de l'Amérique. Les variations des populations de phytoplancton entraînent des modifications des autres réseaux trophiques (effet « bottom-up ») influençant tout l'écosystème marin (Chavez *et al.* 1999). De nombreuses études ont examiné les effets d'une hausse de la turbulence sur le plancton à l'intérieur des réseaux trophiques marins (Petersen *et al.* 1998 ; Visser et Stips 2002 ; Metcalfe *et al.* 2004), mais au niveau des eaux douces, beaucoup reste encore à faire. De plus, la plupart des recherches concernant les liens entre la stratification ou la turbulence et le plancton ont été conduites dans des mésocosmes (Petersen *et al.* 1998 ; Rhew *et al.* 1999 ; Weithoff *et al.* 2000 ; Beisner 2001 ; Metcalfe *et al.* 2004 ; Berger *et al.* 2007), mais peu ont utilisé des milieux naturels. Certains chercheurs ont conduit des expérimentations sur des lacs entiers (Huisman *et al.* 2004 ; Antenucci *et al.* 2005), mais ils n'ont considéré que le phytoplancton. Aussi, des recherches similaires à celle-ci ont été faites en aérant l'hypolimnion de certains lacs à l'aide de tuyaux diffusant de l'air dans le fond des plans d'eau pour ainsi les oxygéner et les déstratifier au complet (Heo et Kim 2004 ; Becker *et al.* 2006), mais cette technique diffère de celle utilisée ici. Aussi, le but de la plupart de ces études était de vérifier la possibilité de limiter la prolifération des cyanobactéries dans des réservoirs eutrophes alors qu'un site méso-oligotrophe, comme le lac Croche, pourrait présenter une réponse totalement différente.

### 2.4 Mélange expérimental : SolarBee®

Une éolienne aquatique fut utilisée pour mélanger le bassin expérimental du lac Croche, le SolarBee®. Cet instrument est vendu principalement pour assurer un mélange adéquat de l'eau des lacs, des étangs, des réservoirs d'eau potable et des étangs servant au traitement des eaux usées. Cet instrument peut être réglé pour agir dans

l'épilimnion tout comme dans l'hypolimnion. Pour les lacs d'eau douce, l'utilisation de ce type d'instrument devrait accroître la clarté de l'eau, la biodiversité et les niveaux d'oxygène dissous et de pH tout en diminuant les apports en Mn, Fe, H<sub>2</sub>S et P des sédiments. Les fabricants prétendent que ce type d'instrument permet de réduire la mortalité hivernale de poissons et la prolifération d'algues nocives comme les cyanobactéries (SolarBee inc. 2007).

## 2.5 Communauté planctonique : information générale et sensibilité à l'expérimentation

### 2.5.1 Phytoplancton

#### 2.5.1.1 Généralités

Le phytoplancton est très important dans le réseau trophique aquatique car il assure le transfert des éléments nutritifs et du carbone vers les organismes situés au-dessus d'eux dans la chaîne alimentaire. Il est composé d'organismes microscopiques qui peuvent être divisés en classes de tailles : le picoplancton (< 2 µm), le nanoplancton (entre 2 et 20 µm) et le microplancton (> 20 µm). Le picoplancton est plus abondant dans les lacs clairs et oligotrophes que dans les lacs eutrophes durant l'été. La taille du phytoplancton influence son rapport surface volume et produit donc des différences au niveau des taux de photosynthèse et de croissance. De plus, les organismes de plus petite taille (nano et picophytoplancton) sont plus susceptibles de se faire manger par le zooplancton. Ces facteurs influencent leur distribution dans les plans d'eau (Reynolds 1984 ; Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Le phytoplancton peut être divisé en plusieurs groupes. En premier lieu, il y a une division importante entre les procaryotes et les eucaryotes. Les cyanobactéries (Division : Cyanobacteria) sont les seules représentantes des procaryotes. Les formes

plus grosses sont prédominantes dans les eaux riches en nutriments. Cependant, les formes plus petites ( $< 2 \mu\text{m}$ ) peuvent aussi se retrouver en quantité importante dans les lacs oligotrophes. Les cyanobactéries sont habituellement présentes au milieu de l'été et disparaissent avec les événements de brassage des lacs. Les différentes espèces composant ce groupe présentent une grande hétérogénéité au niveau de leurs préférences de conditions physico-chimiques. Leur fréquente dominance est attribuable à un faible taux de perte de biomasse (par broutage, sédimentation ou maladies). Certaines espèces sont aussi avantagées par la présence de vacuoles gazeuses qui empêchent la sédimentation rapide et permettent aux formes coloniales et filamenteuses de rester en surface et d'ainsi s'accaparer les ressources lumineuses. Plusieurs espèces de grosses cyanobactéries produisent des toxines pouvant affecter d'autres organismes incluant l'humain (Reynolds 1984 ; Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les algues vertes (Division : Chlorophyta) sont des unicellulaires flagellés et non-flagellés vivants en forme filamenteuse, en colonie ou seules. Ils ont des morphologies très diverses. Les plus petites (microscopiques) représentent une portion importante de la biomasse algale dans les lacs pollués, polymictiques ou très enrichis en nutriments (Reynolds 1984 ; Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les diatomées (Super classe : Bacillariophyta) forment un groupe qui domine régulièrement les plans d'eau durant les périodes de brassage. Leur taille est variable ( $2 \mu\text{m}$  à  $2\text{mm}$ ). Leur présence est conditionnelle à la présence de silice nécessaire à la formation de leur frustule. Cette caractéristique fait en sorte que ces organismes plus lourds sédimentent plus facilement et sont donc moins présents durant les périodes de stratification. Ce sont donc des organismes retrouvés durant les périodes de brassage automnal ou printanier, ainsi que dans les lacs très exposés au vent (Reynolds 1984 ; Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les chrysophytes (Classe : Chrysophyceae) sont de petits flagellés représentés par peu d'espèces. Ils sont plus présents dans les lacs oligotrophes qu'eutrophes. Les

cryptophytes (Embranchement : Cryptophyta) sont aussi un groupe de petits flagellés préférant les milieux oligotrophes. Les chrysophytes et cryptophytes sont souvent présents dans les mêmes plans d'eau. Les dinoflagellés (Embranchement : Dinophyta), représentent aussi une faible portion du phytoplancton des lacs et sont plus présents dans les milieux stratifiés et eutrophes. Les espèces de petites tailles de ces trois groupes sont les principales proies des gros rotifères et du zooplancton. Plusieurs des espèces de ces trois groupes sont mixotrophes, ce qui signifie qu'elles peuvent se nourrir de bactéries et de petites algues (Reynolds 1984 ; Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

La distribution de ces organismes dans la colonne d'eau ne se fait pas de façon aléatoire, plusieurs facteurs régissent la profondeur à laquelle le phytoplancton sera trouvé. Certains de ces facteurs sont liés à l'environnement : la température de l'eau, la quantité de lumière présente, la présence de nutriments, le niveau d'oxygène présent, le pH de l'eau et la turbulence de celle-ci. Ces facteurs sont importants car ils influencent le taux de photosynthèse effectuée par le plancton végétal. De plus, le phytoplancton peut être séparé selon ses traits fonctionnels. Ces caractéristiques qui sont responsables des performances du phytoplancton que ce soit au niveau de la croissance, de l'acquisition de nourriture, de la perte par sédimentation ou par broutage (Weithoff, 2003). Weithoff (2003) propose six différents traits fonctionnels pouvant être utilisés pour décrire le phytoplancton : la taille, la capacité à fixer l'azote, la demande en silice, la capacité à effectuer de la phagotrophie, la mobilité et la forme. L'utilisation de ces traits permet d'élaborer des groupes fonctionnels susceptibles de se retrouver dans des conditions similaires et présentant potentiellement des réponses semblables à des perturbations. Les caractéristiques précédemment énumérées sont donc déterminantes dans la distribution verticale du phytoplancton. La capacité à se déplacer dans la colonne d'eau ainsi que la vitesse de sédimentation des algues non-mobiles sont importantes et sont déterminées par la taille, la forme, la mobilité et la demande en silice de l'organisme. L'impact de la prédation par le zooplancton est influencé par la taille du phytoplancton. La compétition entre les différentes espèces de phytoplancton est aussi un facteur important directement influencé par les six traits nommés. Les variations du milieu se



faisant aux différentes profondeurs de la colonne d'eau, mais aussi au niveau saisonnier, différentes formes de chacun des traits fonctionnels seront avantagées et par le fait même différents groupes fonctionnels de phytoplancton le seront aussi. Ceci entraîne des changements importants dans la répartition verticale du phytoplancton et une succession saisonnière des espèces présentes (Reynolds 1984 ; Sommer 1989).

#### 2.5.1.2 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline sur le phytoplancton

Le taux de croissance des populations de phytoplancton est intimement lié à deux ressources : les nutriments et la lumière. La thermocline est une barrière qui empêche le mouvement des nutriments de l'hypolimnion vers la zone de production primaire, l'épilimnion. Cette même barrière permet aussi au phytoplancton non-mobile de se maintenir dans la colonne d'eau et donc d'éviter de sédimenter rapidement vers le fond. La distribution du phytoplancton est donc intimement liée au compromis entre nutriments et lumière.

La notion de profondeur de mélange a été mise de l'avant par Sverdrup (1953) qui fut le premier à présenter un modèle impliquant que la zone de mélange doit se situer au-dessus d'une profondeur critique où la production excède la respiration pour que la population de phytoplancton augmente. La production par le phytoplancton devrait donc diminuer plus on épaissit la zone de mélange. Cependant, à de très faibles profondeurs de mélange, la limitation en lumière est minimale, mais il y a si peu de nutriments que le phytoplancton ne peut se développer (Huisman et Weissing 1995). Plusieurs années plus tard, Diehl (2002) a présenté un modèle dans lequel il énonce qu'en modifiant la profondeur de mélange, on modifie l'élément limitant le taux de croissance des populations de phytoplancton. D'après ce modèle, les zones de mélange situées au-dessus d'une colonne d'eau stratifiée s'apparentent à ce qui est présenté dans le modèle comme des systèmes ouverts, où il y a apport externe en nutriments. Dans ceux-ci, les pertes par sédimentation sont limitantes à de faibles profondeurs de

mélange, les nutriments sont limitants aux profondeurs intermédiaires et la lumière occupe cette place à des profondeurs plus grandes. Ainsi, la production du phytoplancton présente une relation unimodale avec la profondeur de mélange (Diehl 2002 ; Diehl *et al.* 2002). Cependant, il est important de prendre en compte les espèces présentes. Certaines sédimentent très rapidement alors que d'autres ont la capacité de flotter dans la colonne d'eau. Ceci pouvant considérablement altérer leur réponse à une modification de la profondeur de mélange (Diehl 2002 ; Diehl *et al.* 2002). Le phytoplancton sédimentant rapidement, comme les diatomées qui ont une frustule en silice, est avantagé par rapport aux espèces pouvant flotter, comme certaines cyanobactéries, lorsque l'on mélange le lac et élimine la stratification de la colonne d'eau (Reynolds *et al.* 1984). Les espèces de phytoplancton présentant les pertes par sédimentation les plus importantes seront avantagées par un épaississement de la zone de mélange et présenteront donc une distribution unimodale par rapport à la profondeur de mélange, une limite inférieure existant lorsque la lumière devient trop faible (Diehl 2002 ; Diehl *et al.* 2002 ; Ptacnick *et al.* 2003).

La zone euphotique joue donc un rôle important. Cette zone correspond à la portion supérieure de la colonne d'eau où le phytoplancton survit. Elle est limitée inférieurement par la profondeur où la luminosité est inférieure à 1 % de la lumière incidente. Ceci correspond environ au point où le phytoplancton ne peut se maintenir car sa respiration est supérieure à son taux de production primaire, c'est la profondeur critique énoncée précédemment. Si elle est située au-dessous de la thermocline, le phytoplancton se retrouvera trop en profondeur pour bien exploiter les ressources lumineuses et n'aura donc pas les conditions optimales à sa pleine production. Ce gradient de lumière n'est pas statique, il est dynamique et peut varier. Il est influencé par les particules présentes dans l'eau et absorbant la lumière, mais aussi par les organismes phytoplanctoniques qui compétitionnent entre eux pour la lumière (Huisman et Weissing, 1994). Il est cependant important de noter que les différentes espèces de phytoplancton ont des optimums de température et de lumière différents (Reynolds 1984 ; Sommer 1989). Ceci fait en sorte que si l'on modifie la profondeur de

la thermocline, on changera la quantité de lumière atteignant cette zone importante et on avantagera ainsi des espèces particulières.

En abaissant la profondeur de la thermocline on augmente la taille de la zone de mélange des eaux. Ceci peut résulter en une modification de la composition en espèces simplement à cause de l'absorption de la lumière par les particules se retrouvant dans la colonne d'eau à cause de la turbulence accrue. Les espèces les plus productives à de faibles intensités lumineuses seront favorisées (Burgi et Stadelmann 2002). En général, les diatomées et les algues vertes sont mieux adaptées aux conditions de luminosité variables (Litchman 2000). Une augmentation de la turbulence entraîne donc une modification de la compétition entre les espèces. Des changements dans la composition taxonomique sont à prévoir. Au niveau du phytoplancton, les diatomées habituellement désavantagées par le poids de leurs frustules en silice pourront rester en suspension plus longtemps. De plus, elles seront avantagées car elles se développent à de faibles intensités lumineuses tout comme les algues vertes. Quand quand il y a mélange, les cyanobactéries, habituellement avantagées par leurs vacuoles gazeuses les gardant à la surface, sont alors entraînées plus en profondeur et se retrouvent dans l'ombre des diatomées et des algues vertes (Huisman *et al.* 2004).

## 2.5.2 Zooplancton

### 2.5.2.1 Généralités

Le zooplancton occupe une place de choix dans le réseau trophique aquatique en contrôlant le transfert du carbone des producteurs primaires, le phytoplancton, vers les niveaux supérieurs, les poissons. Tout comme chez le phytoplancton, les classes de taille sont souvent utilisées pour décrire le zooplancton on reconnaît habituellement deux classes de taille : le micro-zooplancton ( $< 200 \mu\text{m}$  de longueur) et le macro-zooplancton ( $> 200 \mu\text{m}$ ). Le zooplancton peut être divisé en plusieurs groupes taxonomiques. Une

séparation importante peut être faite entre les rotifères et les crustacés comprenant les cladocères et les copépodes. Ces différents groupes seront présentés ci-dessous (Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les rotifères (Embranchement : Rotifera) font partie du micro-zooplancton, mais la taille de ces organismes peut varier grandement. Ils ne sont pas des crustacés. Leur cycle de vie est habituellement court et intimement lié aux conditions de température, de nourriture et de photopériode. Leur temps de génération est très court ce qui leur permet de réagir rapidement aux conditions changeantes du milieu. La plupart des espèces de rotifères sont omnivores et se nourrissent de picoplancton ainsi que de petits ciliés et flagellés. La taille de l'organisme détermine la taille de ses proies (Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les cladocères (Sous-ordre : Cladocera) sont des crustacés (Embranchement : Arthropoda) filtreurs se nourrissant de particules vivantes et détritiques en suspension. Certains sont carnivores et mangent de plus petits zooplanctons. Encore une fois la taille des proies est relative à celle de l'organisme, même pour les filtreurs (Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Les copépodes (Sous-classe : Copepoda) sont le groupe de zooplancton crustacés se reproduisant le moins rapidement car, contrairement aux rotifères et cladocères, ces organismes effectuent pour la plupart de la reproduction sexuée. Les organismes passent par de multiples stades de vie et un long temps de développement. Ceci fait en sorte que ce groupe réagit beaucoup moins facilement aux changements. Le groupe se subdivise en plusieurs ordres, les trois plus importants en eau douce sont : les cyclopoïdes, les calanoïdes et les harpacticoïdes. Le troisième ordre ne sera pas abordé car il est essentiellement benthique. Les cyclopoïdes sont généralement carnivores. Les calanoïdes, souvent considérés comme herbivores, sont plutôt omnivores et se nourrissent parfois de rotifères, de ciliés, de bactéries et de détritus.

Leur diète change selon leur âge, leur sexe, la saison et la disponibilité de la nourriture (Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

Plusieurs larves d'insectes sont aussi considérées comme du zooplancton. Les larves de diptères du genre *Chaoborus* sont souvent présentes dans les lacs et sont un prédateur important du micro et macro-zooplancton (Wetzel 2001 ; Kalff 2002).

La distribution du zooplancton varie selon de nombreux facteurs. Il cherche à fuir la prédation et à occuper le meilleur environnement physique et chimique possible, ce qui entraîne souvent une stratification verticale des différents groupes taxonomiques dans un lac (Leibold 1990 ; Masson *et al.* 2004). L'hétérogénéité spatiale varie aussi selon la taille du zooplancton, les plus petits organismes étant distribués de façon plus hétérogène que les plus gros à travers les lacs (Pinel-Alloul *et al.* 1988). La structure en taille et la distribution verticale du zooplancton sont liées à la stratification du lac (Masson *et al.* 2004). Le zooplancton doit se positionner à une profondeur optimale lui permettant de se nourrir convenablement de phytoplancton ainsi que d'éviter ses prédateurs, les gros zooplanctons carnivores et les poissons. Cependant, ses proies et ses prédateurs se situent dans la même zone du lac. Pour éviter les prédateurs et ainsi assurer leur survie, plusieurs espèces de zooplancton effectuent des migrations verticales journalières (Lampert 1993). Essentiellement, ces espèces se concentrent en surface durant la nuit, elles peuvent alors se nourrir tout en étant protégées de certains de ses prédateurs. En effet, les prédateurs visuels, comme les poissons, ne peuvent chasser une fois la nuit tombée pour la simple et bonne raison que l'absence de lumière les empêche de voir leurs proies. Dès le lever du soleil, le zooplancton retourne en profondeur. Les migrations sont provoquées par des indices environnementaux : les variations de l'intensité lumineuse (Ringelberg 1991) et la présence de molécules chimiques relâchées par les prédateurs (Loose 1993).

#### 2.5.1.2 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline sur le zooplancton

La stratification thermique a aussi un effet important sur le zooplancton. Celle-ci provoque une stratification verticale du zooplancton en influençant l'agrégation des organismes à différents niveaux de la colonne d'eau. Des variations de la stratification provoquent des variations dans la dispersion des organismes zooplanctoniques (Thackeray *et al.* 2006). Cependant, le mécanisme faisant en sorte que le zooplancton réagit aux changements de stratification n'est pas clairement discerné. Il pourrait s'agir de déplacement passif lié aux mouvements d'eau ou de déplacement actif des organismes (Thackeray *et al.* 2006). Certes, certains organismes zooplanctoniques sont très mobiles, mais une turbulence forte, liée à un épilimnion plus épais, les empêchera de se déplacer librement. Ainsi la turbulence viendra influencer leur position dans la colonne d'eau et donc leurs possibilités de rencontrer des proies, des prédateurs ainsi que des partenaires pour la reproduction (Rothschild et Osborn 1988 ; Visser *et al.* 2001). Un modèle de Osborn (1996) sur les copépodes marins utilisant un courant pour se nourrir («feeding current») a mis de l'avant que la hausse de la turbulence provoque une augmentation des proies ingérées. Cependant, le mouvement des particules, de matière organique par exemple, dans l'eau affectera la capacité des organismes à détecter leurs proies et à se nourrir (Visser *et al.* 2001). Donc le zooplancton rencontre plus de proies lorsque la turbulence augmente, mais en même temps cette hausse rend la capture plus difficile. Lewis et Pedley (2001) ont mis de l'avant un modèle présentant cette problématique et impliquant que seuls les prédateurs très efficaces seront avantagés par une très forte turbulence. Ainsi, la turbulence influence les stratégies de prédation du zooplancton.

Pour les organismes effectuant des migrations journalières verticales, une modification du régime de turbulence d'un lac peut perturber l'activité biologique entraînant des changements des patrons de déplacement, des changements de proies et des modifications de la pression de prédation (Saiz *et al.* 1992 ; Hwang *et al.* 1994 ; Saiz et Kiorboe 1995 ; Kiorboe et Saiz 1995). En effet, une augmentation de la turbulence dans l'épilimnion pourrait avantager le zooplancton même si elle entraîne un

abaissement de la thermocline potentiellement nuisible à sa proie, le phytoplancton. Dans ce cas, le zooplancton a certes moins de ressources nutritives, mais la turbulence nuit à ses prédateurs visuels, les poissons. Il y a donc alors baisse du contrôle par les prédateurs, ce qui pourrait annuler ou amoindrir la limitation entraînée par une disponibilité plus faible des proies.

L'épaississement de l'épilimnion pourrait donc potentiellement entraîner une baisse de productivité du phytoplancton due à une plus faible intensité lumineuse au pic métalimnétique. En plus, ceci causerait une hausse de la turbulence qui accroîtrait le taux de rencontre entre le zooplancton et sa proie, le phytoplancton, accentuant ainsi la baisse de productivité du phytoplancton. Berger et ses collaborateurs (2007) ont observé un changement de la succession dans des mésocosmes installés dans le lac Constance. Le pic de phytoplancton du printemps fut moindre dans les mésocosmes où la thermocline était abaissée et ceci empêcha donc *Daphnia* d'atteindre des pics précédemment observés lorsque la thermocline était dans la zone euphotique. L'impact d'une modification de la stratification dépend donc du réseau trophique en place et des espèces présentes.

## **CHAPITRE II : ARTIFICIAL DEEPENING OF A LAKE THERMOCLINE : EFFECTS ON THE PLANKTON COMMUNITY**

### **3.1 Introduction**

Plankton communities form the base of the aquatic food web in lakes. Phytoplankton are the primary producers and zooplankton, the primary consumers that pass energy and resources to higher trophic levels. The composition and spatial distribution of these two groups is linked to various biotic and abiotic determinants. In lakes thermal stratification shapes the water column and can therefore greatly influence the physical-chemical conditions, which make particular zones or “habitats” more or less suitable for particular plankton groups. This physical structure can drive the distribution and success of these organisms of limited motility.

Thermocline depth is determined by both within-lake and watershed level factors. Light penetration drives thermocline depth because of the sensible heat flux from sunlight into surface waters (Fee *et al.* 1996; Schindler 1997). The concentration of coloured dissolved organic carbon (DOC) appears to be mainly responsible for light penetration, especially in smaller lakes (<500ha) (Snucins and Gunn 2000). Further to this passive heating, wind blowing across the surface of small lakes can also influence thermal stratification, affecting the depth of the thermocline. George (1981) demonstrated that wind-induced surface water movements mix warmer surface waters into colder layers, driving warm epilimnetic water deeper into the water column, consequently deepening the thermocline. An increase in wind levels reaching lake surfaces can result from the removal of wind breaks through deforestation by fire or clearcutting (Schindler *et al.* 1990; France 1997; Scully *et al.* 2000). Also, some scenarios of climate change suggest an impact on thermal stratification patterns through a variation in coloured DOC concentrations as temperature increases and longer periods of drought are expected to decrease the amount of organic matter



brought to the lake by precipitation runoff in the catchment (Fee *et al.* 1996 ; Schindler *et al.* 1996). As coloured DOC concentrations are negatively related to water clarity, UV would penetrate deeper in the water column with less DOC, resulting in a thermocline deepening. On the other hand, some have predicted shallower thermoclines with climate change as a result of expected increases in air temperature which would warm lake epilimnia, resulting in a stronger thermal stratification with a shallower thermocline (DeStasio *et al.* 1996 ; Straile *et al.* 2003). Whether climate change will lead to a deepening of the thermocline as predicted by some studies (Fee *et al.* 1996 ; Schindler *et al.* 1996 ; Schindler 1997) or to shallower thermoclines as predicted by others (DeStasio *et al.* 1996 ; Straile *et al.* 2003) remains an open question, in either case, but a change in thermocline depth is expected.

In addition to leading to physical changes in the water column such as a deeper mixed layer, thermocline deepening should have important effects on the biogeochemistry of lakes. For example, deeper mixing could lead to a greater oxygenation of the hypolimnion, reducing anoxia at depth (Scully *et al.* 2000). Further, because nutrient concentrations are usually more concentrated in the deeper, hypolimnetic waters of stratified lakes, turbulent mixing should make these more available to the epilimnetic plankton communities (Harris and Griffiths 1987 ; Harris *et al.* 1991 ; Kristensen *et al.* 1992 ; Weithoff *et al.* 2000). Moreover, the exposure of a larger amount of lake sediments to warm epilimnetic water, as would occur with thermocline deepening, may in itself lead to greater nutrient release from such previously unexposed sediments.

The imposed thermal distribution characterized by the formation of the thermocline will determine the conditions experienced by phytoplankton, potentially influencing community composition and primary production (Reynolds 1984). Sverdrup (1953) was the first to derive a model showing that phytoplankton blooms were possible only if the mixing (thermocline) depth was shallower than some critical depth in order for there to be enough light to ensure that phytoplankton production was superior to its respiration. Subsequent models have included nutrient levels as

another critical determinant of phytoplankton dynamics. Klausmeier and Litchman (2001) proposed a model of vertical phytoplankton distribution in a poorly mixed water column in which the phytoplankton maximum would be at a depth where light and nutrients are equally limiting. Models of mixed water columns (Huisman and Weissing 1995 ; Diehl 2002) have also found that the light:nutrient ratio is an important determinant of phytoplankton dynamics. These models incorporate not only competition between species but further acknowledge the importance of algal sinking velocity for vertical distribution patterns. Fast sinking species experience a decrease in sedimentation loss with an increase in mixing depth. Therefore, phytoplankton biomass follows a unimodal distribution with thermocline depth, being limited by sedimentation near the surface, by nutrients at intermediate depths and by light at deeper mixing depths (Diehl 2002).

Changes in phytoplankton community composition are also expected with altered thermocline depth and with greater exposure to turbulent mixing. Deeper thermocline should cause an increase in species with lower light requirements like green algae and diatoms (Litchman 2000). There may also be an impact on algal competition because of greater mixing. Turbulent mixing negatively affects buoyant cyanobacteria by moving them deeper in the water column, where they are shaded by other species (Huisman *et al.* 2004), causing them to lose their competitive advantage of buoyancy regulation with air vacuoles. On the other hand, fast sinking algae like diatoms (heavy and non-motile) could benefit from greater mixing as it prevents their sedimentation by keeping them in the mixed layer (Reynolds, 1984 ; Diehl, 2002). Cryptophytes could also gain from a deeper thermocline because of their low light/high nutrient needs (Ptacnik *et al.* 2003). They can thus better take advantage of the higher nutrient levels present at the top of the hypolimnion because of their tolerance for low light than would be possible for some other groups of phytoplankton.

The distribution of the more motile zooplankton can be linked not only to abiotic forces (temperature, turbulence) but also to the distribution of their prey (phytoplankton) and predators (other invertebrates and fishes) all of which can be related to thermocline depth (Leibold 1990 ; Pinel-Alloul 1995 ; Masson *et al.* 2004). A more heterogeneous distribution of zooplankton has been linked to stronger thermal stratification because of both active and passive movements of individuals (Thackeray *et al.* 2006). Thermocline deepening could therefore modify zooplankton vertical distribution. Increased levels of mixing could also cause a modification of zooplankton taxonomic composition. Studies in rivers have shown that some species, particularly rotifers and other small zooplankton, are more tolerant to turbulence than larger crustacean species (Pace *et al.* 1992 ; Basu and Pick 1996). Increased mixing could also affect zooplankton encounter rates with prey, mates and predators, all of which could cause a variation in population vital rates and consequently the relative abundances of species (Rothschild *et Osborn* 1988 ; Visser *et al.* 2001).

Several previous studies agree that turbulent mixing and modification of thermal stratification can alter plankton community dynamics by modifying the interactions of species with each other and with their habitat. However, the conclusions of these various studies differ substantially because they measured different variables and controlled the environment in several different ways. Moreover the experimental nature of most previous work leaves some doubt as to the relevance of the conclusions at the whole-lake level under more natural conditions. In studies that have addressed water column mixing on plankton communities, these have been done using air bubbling systems which have destratified the entire water column (Heo *et Kim* 2004 ; Becker *et al.* 2006). Furthermore, such experiments were conducted mainly in eutrophic lakes where mixing was imposed in order to eliminate problematic cyanobacterial blooms. The effect of turbulence or mixing depth on lake plankton have been addressed by several studies, but almost exclusively using mesocosms which are unlikely to represent all physical-chemical conditions and biological interactions of entire lakes (e.g. Rhew *et al.* 1999 ; Weithoff *et al.* 2000 ; Beisner 2001 ; Metcalfe *et al.*

2004 ; Berger *et al.* 2007). Further, many studies are more taxonomically refined: some focusing on the effect of thermocline deepening on phytoplankton only (e.g. Visser *et al.* 1996a ; Diehl *et al.* 2002 ; Huisman *et al.* 2004) or examining turbulence effects on zooplankton (e.g. Metcalfe *et al.* 2004 ; Sluss *et al.* 2008).

In a whole-lake study, we experimentally examined the effects of mixing and thermocline deepening on plankton biomass production, vertical distribution and taxonomic composition. After a pre-experimental year of study (2007), we separated a three-basin lake into an experimentally mixed basin and two control basins using a curtain. In the first part of the following summer (2008), the experimental basin was then subject to prolonged mixing during thermocline establishment. The experiment was originally set up to examine the effects of thermocline deepening, but because of unexpected responses in one of our control basins, we were also able to address the responses of plankton communities to enhanced turbulent mixing. Both phytoplankton and zooplankton communities were studied, along with various abiotic variables to assess the effect of mixing and/or thermocline deepening on the plankton community. Our experiment is innovative for several reasons. First, it was done at the basin-scale but without completely destratifying the water column; rather, we only deepened the thermocline, which is closer to possible “natural” perturbations. Moreover, the experimental design allow a double comparison: to a control year, before the experimentation, but also to two controls: one for turbulent thermocline deepening and the other for deepening without extreme increases in turbulence.

Our first hypothesis concerning the physical-chemical effects of the experimental thermocline deepening (including mixing) was that it would lead to a greater oxygenation of the hypolimnion and an increase in nutrient concentration in the epilimnion. Based on model predictions for phytoplankton (e.g. Klausmeier and Litchman 2001), we expected a deepening of the layer of greatest phytoplankton biomass (the chlorophyll *a* peak) with thermocline deepening and a concomitant decrease in phytoplankton biomass over the entire mixed layer (epilimnion) because of

greater light limitation with depth. Furthermore, we expected taxonomic changes in the phytoplankton, based on previous observations: a decline in cyanobacteria biomass resulting from a loss of its competitive advantage owing to mixing, and an increase in shade-tolerant diatoms and green algae resulting from lower light requirements and less sedimentation losses as observed in other whole-ecosystem (Heo and Kim 2004 ; Huisman *et al.* 2004 ; Becker *et al.* 2006) and mesocosm studies (Diehl *et al.* 2002 ; Berger *et al.* 2007). Finally, we also wanted to observe the effects of mixing and thermocline deepening on the zooplankton community, which has been less studied in these contexts. Our main hypothesis was that zooplankton would follow phytoplankton variation with a deeper peak and an epilimnetic biomass decline. We expected some variation in zooplankton taxonomic composition as well, related to the changes in biotic and abiotic factors.

## 3.2 Methods

### 3.2.1. Study Site

The experiment was carried out in the meso-oligotrophic Lac Croche (45°59'35"N 74°00'28"W), located at the Université de Montréal biological research station (Station de Biologie des Laurentides) in St-Hippolyte, Quebec, Canada. It is a small lake of 0,19 km<sup>2</sup> with a relatively undisturbed watershed of 0,7 km<sup>2</sup>. The quasi-absence of human disturbance around Lac Croche and the fact that it is a headwater lake makes it an ideal lake for experimental manipulation because of reduced variation linked to anthropogenic disturbance. This lake was also chosen because it has three relatively distinct basins (Figure 3.1). Basin 1 (east) is separated from the Basin 2 (central) by a narrow and very shallow section (maximum depth of 2 m). Basin 2 is separated from the Basin 3 (west) by an island, an extremely shallow (2 m) section on the south side and, on the north side, a water section of approximately 120 m width and 6m deep. In November 2007 a curtain was placed across this deeper section in order to isolate Basin 3 from the rest of the lake. All three basins have a maximum depth between 10 and 13 m. A sampling dock was anchored above the deepest point in each basin.

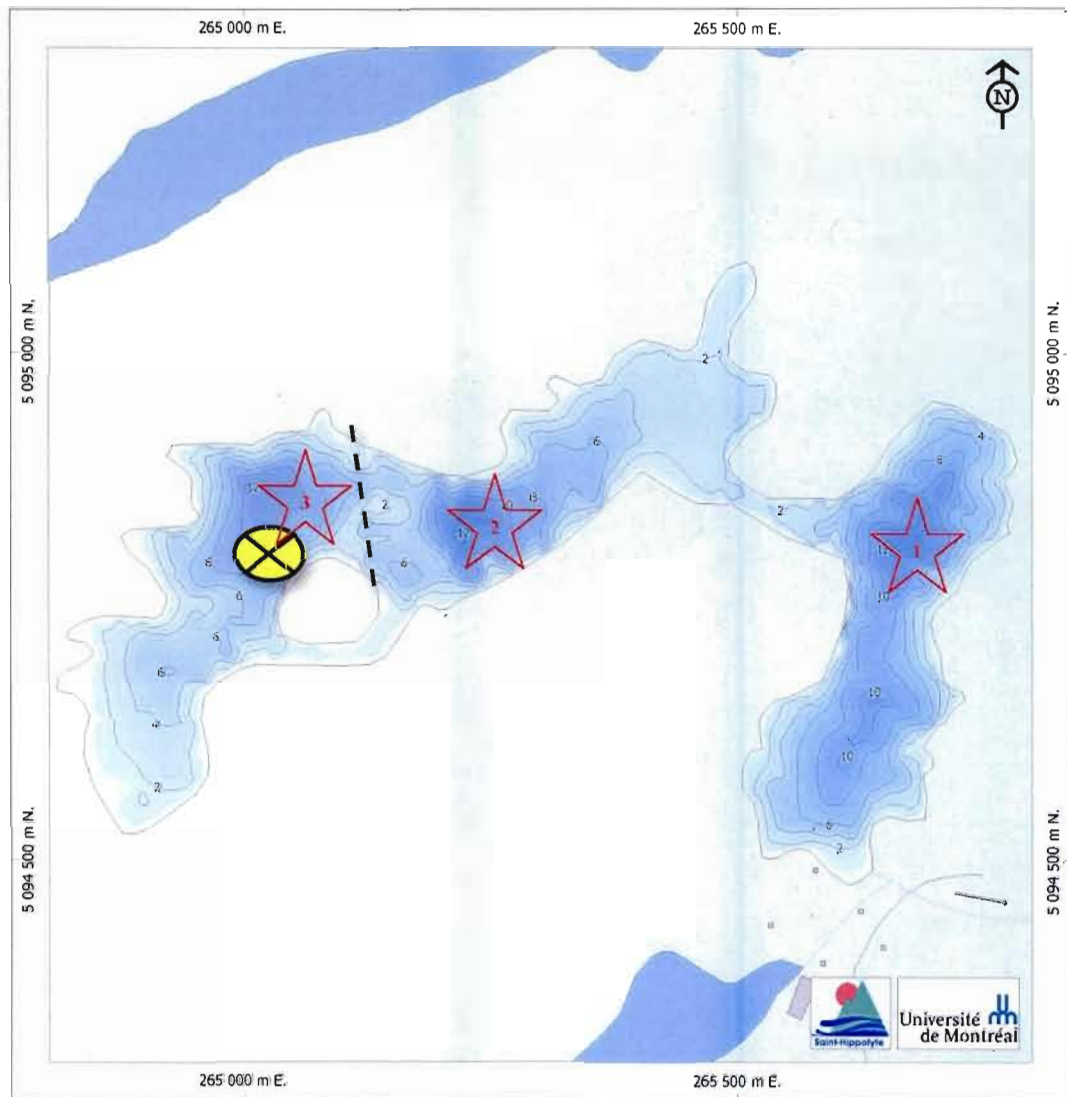


Figure 3.1 Bathymetric map of Lac Croche (Courtesy of Station de Biologie des Laurentides, Université de Montréal), the stars represent the sampling docks, the dashed line the curtain and the yellow circle the SolarBee®.

### 3.2.2 Experimental Lake Mixing

The experimental design consisted of a "Before-After-Control-Impact" (BACI). Preliminary sampling during the summer of 2007 was the "Before". Sampling during summer 2008 when the Solar Bee was activated was the "After". Basin 1 was the "Control" and both Basins 2 and 3 ended up being the "Impact" basins as described below.

To simulate the deepening of the thermocline induced by increased wind, a solar powered lake mixer (Solar Bee®) was used. The mixer pumps cold water from the bottom of the lake to the surface (Figure 3.2), where the water is warmed by the sun, increasing the volume of warm water in the epilimnion and thereby deepening this upper stratum. The mixer was installed on the surface of the ice during winter 2008 and started mixing as soon as the ice melted in mid-April 2008 by drawing water from an 8m depth to the surface. Given that the original goal was to study the effect of thermocline deepening, without mixing (Basin 3), the Solar Bee was stopped on August 15<sup>th</sup> 2008. However, as mentioned, unexpectedly, the middle "control" basin (Basin 2) also showed a thermocline deepening, following the pattern in the physically mixed experimental basin (Basin 3) providing in the end: (i) a physically mixed, deep thermocline basin (Basin 3), (ii) an unmixed deep thermocline basin (Basin 2) and (iii) an unmixed, normal thermocline basin (Basin 1).



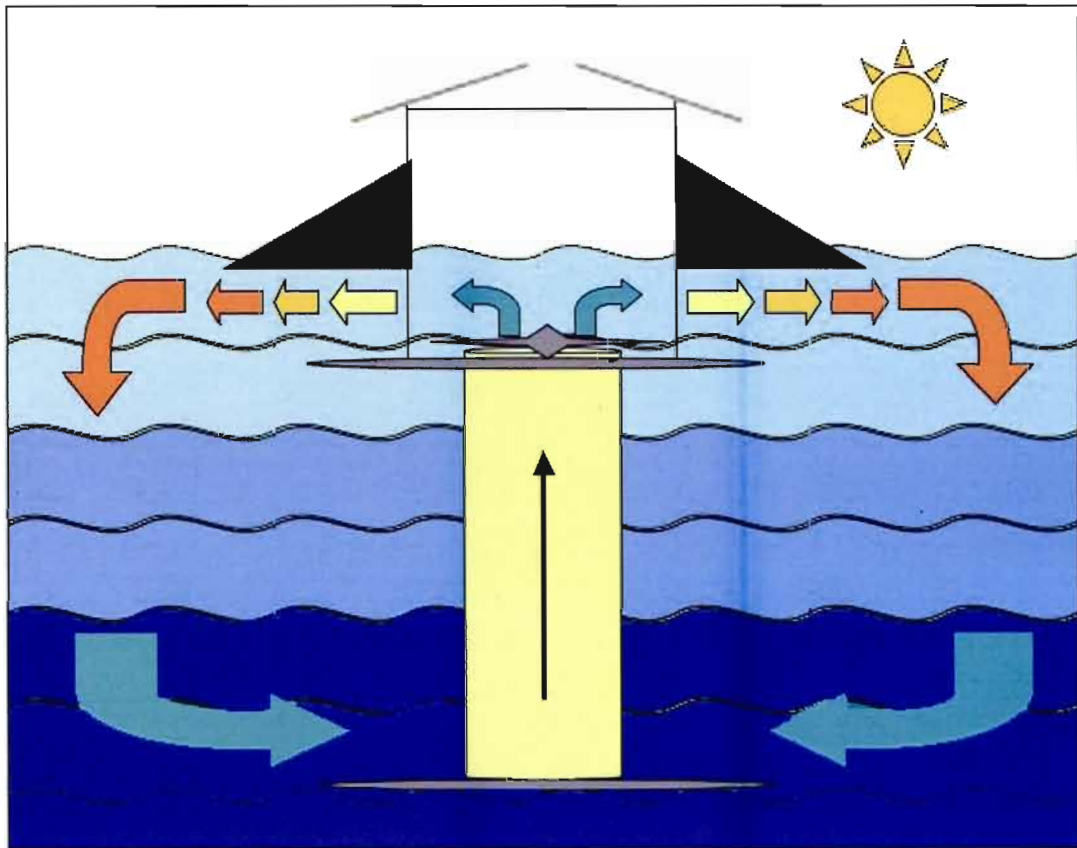


Figure 3.2 Schematic representation of the SolarBee mechanism.

### 3.2.3 Sampling

Biotic and abiotic variables were sampled from the sampling docks at the deepest point in all three basins. The lake was sampled biweekly in 2007 from June through August (6 sampling occasions). In 2008, it was sampled biweekly in May, September and October. A more intensive weekly sampling was done from June through August 2008 resulting in a total of 18 sampling occasions in 2008. For each sampling excursion, all data were collected within one day and in as short a timeframe as possible, between approximately 10AM and 4PM.

#### 3.2.3.1 Abiotic Variables

Temperature and dissolved oxygen saturation percentage (DO%) profiles at every 1 metre over the entire water column were collected using a YSI 6600 multi-sonde on each sampling occasion in 2007 and 2008. Light profiles were done based on readings of PAR (photosynthetically active radiation) using a LiCor light meter on each sampling event in 2008. For each basin-date the vertical attenuation coefficient ( $k_d$ ) was calculated using the Lambert-Beer law:

$$k_d = \frac{\ln E_d(0) - \ln E_d(z)}{z} \quad (2)$$

Where  $E_d(0)$  is the light intensity at the surface and  $E_d(z)$  is the light intensity at depth  $z$ . A higher  $k_d$  means that light is absorbed more rapidly in the water column.

Biweekly water samples for nutrients were taken in the summer of 2008 in Basins 2 and 3 at depths of 0, 2, 4, 6 and 8 m using a Van Dorn bottle. Since we did not expect the thermocline deepening in Basin 2 (intended to be a control basin), and as a cost-saving

measure, only Basins 2 and 3 were sampled for nutrients. Water samples for nutrients were later analysed in the laboratory for total phosphorus (TP), dissolved inorganic carbon (DIC) and dissolved organic carbon (DOC). TP was measured spectrophotometrically by the molybdenum blue method after persulfate digestion (Griesbach and Peters 1991). DOC concentrations of filtered water samples (surfactant-free membrane filters) were measured after acidification (sulphuric acid 5%) followed by sodium persulfate oxidation on a 1010 TOC analyzer (O.I. Analytical, College Station, Texas, USA).

### 3.2.3.2 Phytoplankton

Phytoplankton biomass in major spectral groups was estimated using a submersible spectrofluorometer (FluoroProbe, bbe-Moldaenke, Kiel, Germany). The instrument measures fluorometrically the concentration of chlorophyll *a* (chl *a*) of four major spectral groups of phytoplankton, representing broadly the taxonomic classes of diatoms + dinoflagellates + chrysophytes (called "Browns"), chlorophytes ("Greens"), cyanophytes containing phycocyanin ("Cyanos"), and cryptophytes ("Cryptos"). Fluorescence of dissolved organic matter ("yellow substances") was subtracted from original fluorescence measurements by using an UV-B excitation source which allows the differentiation between algal fluorescence and fluorescence of "yellow substances" (Beutler *et al.* 2002). Biomass measured for each phytoplankton group corresponds well with HPLC analysis (Beutler *et al.* 2002), with traditional chlorophyll *a* extraction techniques (Gregor and Maršálek 2004) as well as with taxonomic analyses (Gregor *et al.* 2005). In our study, chl *a* samples were taken on each sampling occasion in each basin at the depth of the chlorophyll maximum for verification of the total biomass measured with the FluoroProbe. Chl *a* estimated by ethanol extraction and measurements on a spectrophotometer (Wintermans and de Mots 1965; Wetzel and Likens 1991) were very well correlated (Pearson's  $r = 0.8457$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n=96$ ) with values obtained using the FluoroProbe. The FluoroProbe was used to produce vertical

profiles with mean values generated from centimetre-level measurements for each metre of the water column.

### 3.2.3.3 Zooplankton

Zooplankton density and biomass were estimated using a Laser Optical Plankton Counter (LOPC – ODIM Brooke Ocean Technology) hauled vertically through the water column. This instrument allowed us to obtain vertical profiles of average biomass estimated for each 1 metre of depth at the deep point in each basin. The LOPC gives total abundance (counts) and because it also measures body size, biomass estimates for the entire zooplankton community, which were also subdivided into three equivalent spherical diameter (ESD) size classes (300-500  $\mu\text{m}$ , 500-750  $\mu\text{m}$ , >750  $\mu\text{m}$ ). These size groups respectively represent different zooplankton groups (Finlay *et al.* 2007). The small zooplankton (300-500  $\mu\text{m}$ ) is composed of rotifers, small copepods and small cladocerans like *Bosmina*. The medium size class (500-750  $\mu\text{m}$ ) represents large copepods and small *Daphnia*. The large zooplankton is mainly composed of large *Daphnia* and predators like *Chaoborus*. Vertical profiles were taken on each sampling occasion in 2007 and 2008 but owing to a CTD (Conductivity, Temperature, Depth metre) malfunction, only data from 2008 could be interpreted in profile.

In order to assess taxonomic community composition, vertical net hauls from the entire water column were taken using a 54  $\mu\text{m}$  mesh net (diameter of 30 cm and length of 150 cm). Samples were anaesthetized with soda water and preserved in 75% ethanol. Sub-samples (4 ml of a 100 ml dilution of the whole sample taken using a pipettor from a well-mixed sample) were identified microscopically and counted in the laboratory (see list of taxa in Appendix). Zooplankton hauls were done in each basin on every sampling date of 2007 (6 samples) and biweekly in 2008 (13 samples).

### 3.2.4 Data Processing

To assess the degree of thermal stratification, the depths of each thermal stratum were calculated in each basin using the YSI temperature profiles. The total volume of water found in each thermal stratum (epilimnion, metalimnion and hypolimnion) of each basin on each sampling occasion was calculated based on the hypsography (estimated from the bathymetric map).

Because we had biomass estimates for phytoplankton (FluoroProbe) and zooplankton (LOPC) at each metre of the entire water column, we needed to estimate total biomass concentration across depths, instead of arbitrarily picking a "representative" depth across basins that had different vertical thermal structures. Thus, average total phytoplankton and zooplankton biomass within each thermal stratum was multiplied by the stratum volume of each basin. Biomasses were then summed across the three strata and this value was divided by the basin volume to give an estimate of total phytoplankton and zooplankton biomass production by basin.

Following the protocol for BACI experimental designs (Stewart-Oaten *et al.* 1986), the differences in mean biotic variable values between the impact and the control basins were calculated within 2007 and 2008 data. These differences then became the new response variables, unbiased by environmental or seasonal variation affecting the whole lake. Three differences between basins were calculated. The difference between Basins 2 and 1 gave the variation associated only with thermocline deepening (since Basin 2 was unmixed but had thermocline deepening and Basin 1 was the control) hereafter called the "deepening effect". The effect of turbulence alone was represented by the difference between Basins 3 and 2 (both basins had thermocline deepening, but only Basin 3 was mixed) hereafter called the "turbulence effect". The difference between Basins 3 and 1 estimated variation linked to both increased deepening and turbulence hereafter called the "deepening + turbulence effect".

### 3.2.5 Data Analyses

#### 3.2.5.1 Regression of Biomass Production on Thermocline Depth

Regression was used to link the total biomasses of both phytoplankton (FluoroProbe) and zooplankton (LOPC) to stratification in 2008. Initially biomasses were linearly regressed against time (week number), to remove seasonal variation. The residuals of that first regression were then regressed against thermocline depth. Both simple linear regression and polynomial of second degree (quadratic) regression were performed. The best regression was chosen according to the adjusted determination coefficient ( $r^2_{adj}$ ) and the p-value of the slope significance test. Regressions were done using JMP 7.0.1.

#### 3.2.5.2 Comparison of 2007 and 2008

To determine whether the experiment modified the biotic variables, a comparison of the differences (impact-control) of 2007 and 2008 was done. As discussed in section 3.2.3, variation linked to the deepening effect (Basin 2 - Basin 1), the turbulence effect (Basin 3-Basin 2), and the deepening + turbulence effect (Basin 3 - Basin 1) were estimated for each variable at each point in time. Much of the data was non-normally distributed and we were unable to normalize them using usual transformations. A violation of the normality condition makes the usual paired t-test to compare similar effects between years less powerful. Also the number of paired observations was low because only six samples were taken in 2007. As a result, a non-parametric test was also done, the Wilcoxon-Mann-Whitney *U*-test. The two tests were done on the three differences between the impact basins and their control. The data used were the differences from 2008 to 2007 of the six samples taken each summer with pairing by

date. The tests were done for the total biomasses of the four FluoroProbe phytoplankton groups and for the abundance (densities) of the eight most common taxonomic groups of zooplankton identified from the net samples, as well as the total abundance of the three larger taxonomic groups (cladocerans, copepods and rotifers). Abundances were used for zooplankton instead of biomasses because we did not have LOPC data for 2007 (equipment malfunction). All tests were done using JMP 7.0.1.

### 3.2.5.3 Linking Biotic and Abiotic Variation

In order to qualitatively determine which spectral and taxonomic groups were most associated with the different basins and treatments, a canonical redundancy analysis (RDA) was used. The analyses were conducted with the phytoplankton biomass (concentration) spectral matrix and the zooplankton abundance matrix as response variables (Y) as measured on each date. A Hellinger transformation was used for the biotic data in order to maintain the Euclidian distance and minimize the importance of zeros in the data matrix (Legendre and Gallagher 2001). The explanatory (X) matrix was made up of standardized abiotic data for each date: thermocline depth, mean TP, DIC, DOC and  $K_d$  (light). Analyses were done first with data averaged over the whole water column and then with values separated by thermal stratum: epilimnion, metalimnion and hypolimnion. A partial RDA was also conducted because of the presence of time, a variable which had a known effect on the response variables. In order to remove this known variation, a matrix (W) coding for time (using Helmert coding) was included in the analysis. Helmert coding is an orthogonal coding with one less value than the number of levels (Legendre and Anderson 1999). A permutation test was used to test the level of significance of the eigenvalues in each RDA. The null hypothesis of this test was that the Y and X matrices were independent. Because of the presence of a W matrix, the permutation was under a reduced model permuting only the portion [a + d] of the variation where [a] was the variation in Y explained only by X and [d] was residual variation (Legendre and Legendre, 1998 ; Anderson and Legendre, 1999). The partial

RDA's were done in R (R Development Core Team 2009) with the function *rda* of the *vegan* library (Oksanen *et al.* 2009).

### 3.3 Results

#### 3.3.1 Abiotic Responses

##### 3.3.1.1 Thermal Stratification Patterns

In both sampling years (2007 and 2008) the lake stratified around mid-June and fully mixed again in October. In 2007 the stratification was similar in the three basins (Figure 3.3), with a mean thermocline depth of 4.5 m. The experimental mixing resulted in a deepening of the thermocline in both the mixed Basin 3 (to a mean depth of 7.5m) and in the adjacent middle Basin 2 (to a mean depth of 6 m). The mean thermocline depth of Basin 1 remained at 4.5 m, as in 2007. The differences observed in thermocline depth caused an increase in epilimnetic volume and a decrease in metalimnetic and hypolimnetic volumes in Basins 2 and 3 (Table 3.1) in 2008. The thermocline was so deep in Basin 3 that by mid-August there was no real hypolimnion left. The mean temperature of each stratum remained similar in both years in all basins: average epilimnion temperature was 21 to 24°C, metalimnion from 16 to 18°C and hypolimnion from 6 to 8°C.



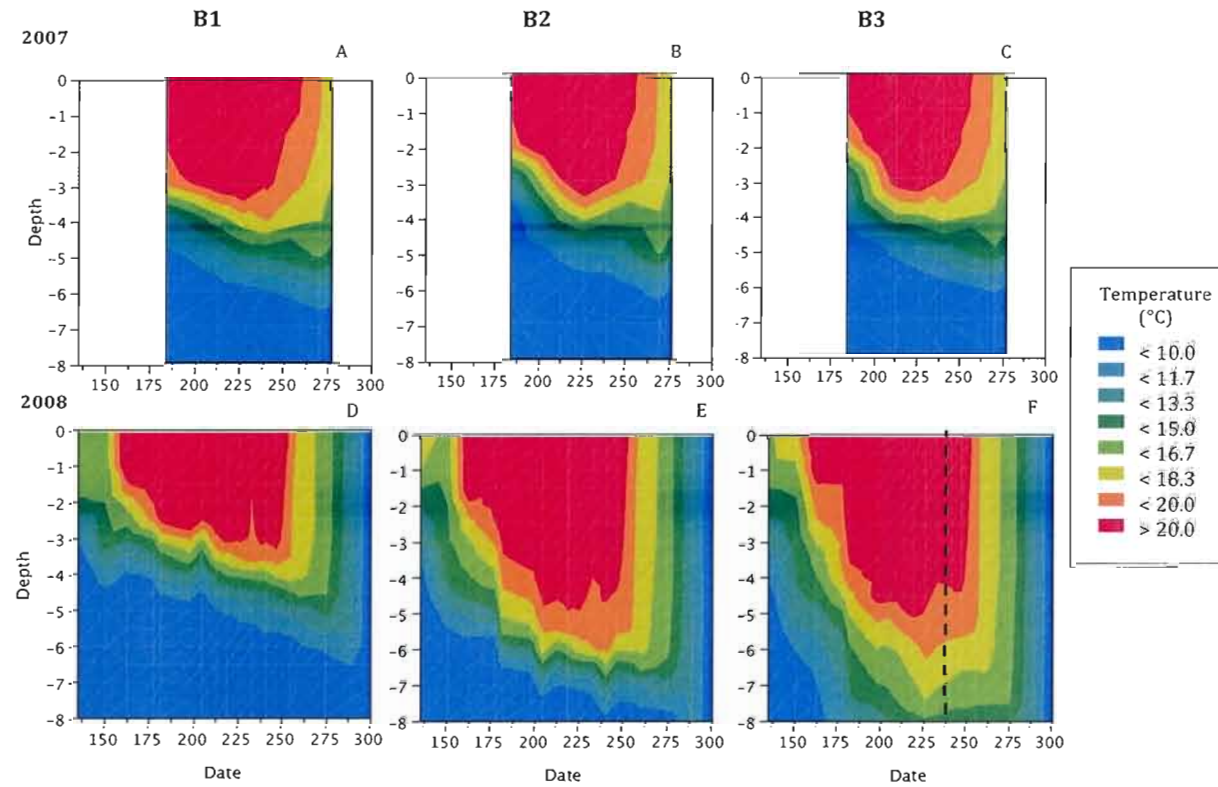


Figure 3.3 Thermal profiles of Lac Croche for July and August (ordinal dates 185 to 220) in 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

Table 3.1 Percentage of total basin volume occupied by each major water column stratum averaged over the whole summer (July through August) 2007 and 2008.

	<b>Basin 1</b>		<b>Basin 2</b>		<b>Basin 3</b>	
<b>Year</b>	<b>2007</b>	<b>2008</b>	<b>2007</b>	<b>2008</b>	<b>2007</b>	<b>2008</b>
<b>Epilimnion</b>	45.42	26.79	47.52	67.05	44.14	69.63
<b>Metalimnion</b>	32.25	54.15	34.64	25.38	37.87	26.94
<b>Hypolimnion</b>	22.33	19.06	17.83	7.57	17.99	3.42

### 3.3.1.2 Dissolved Oxygen Profiles

The dissolved oxygen profiles of the three basins for 2007 and 2008 (Figure 3.4) did not show large differences among basins. In 2008, the experimental Basin 3 had an anoxic zone that was somewhat restricted to greater depths than the two other basins, but the hypolimnion remained anoxic.

### 3.3.1.3 Nutrient Profiles

Nutrient data were only available in the experimental year (2008) and only in the intermediate Basin 2 and the experimental Basin 3 (Figure 3.5). Both basins had deeper thermoclines, but only Basin 3 had actually been mixed. In both basins total phosphorus (TP) peaked around a 2 to 3 m depth, although this peak was more pronounced in Basin 3. There were no major differences between the two basins for dissolved inorganic carbon (DIC) and dissolved organic carbon (DOC).

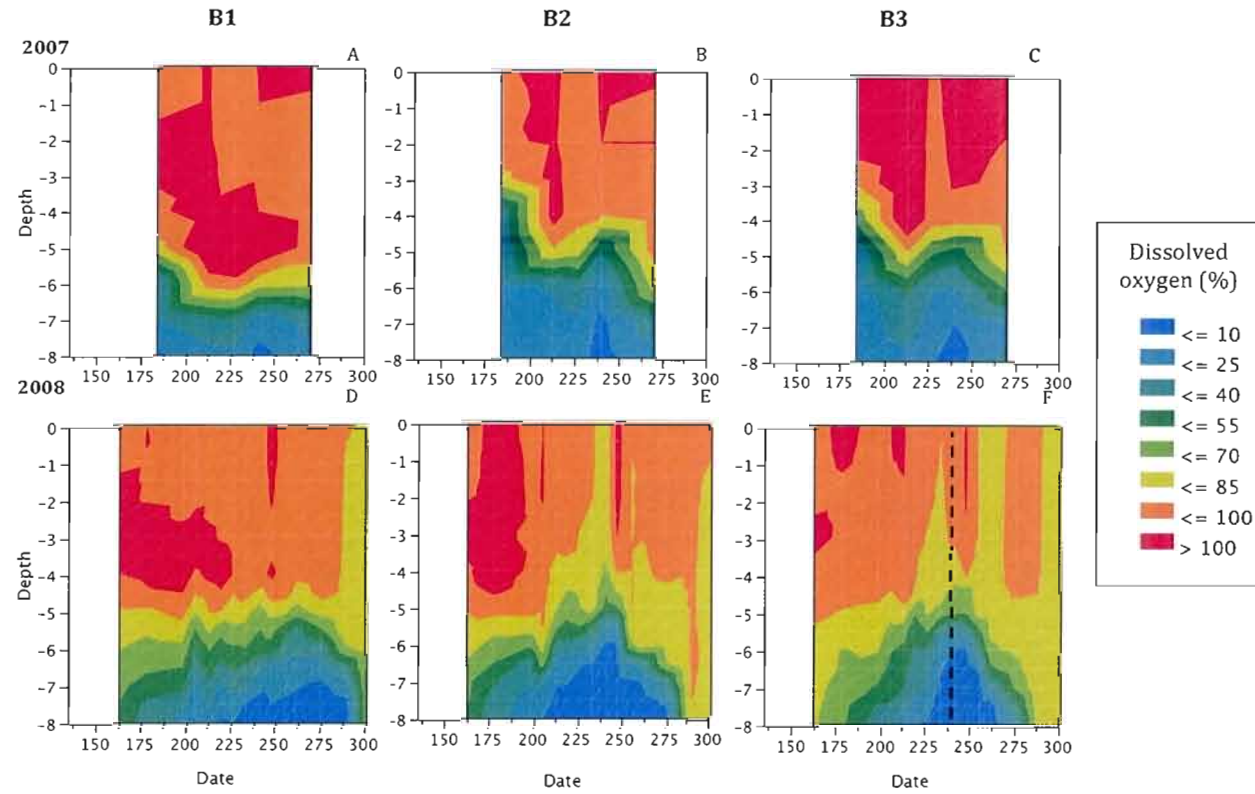


Figure 3.4 Percentage of dissolved oxygen (DO%) profiles in Lac Croche for July and August (ordinal dates 185 to 220) in 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

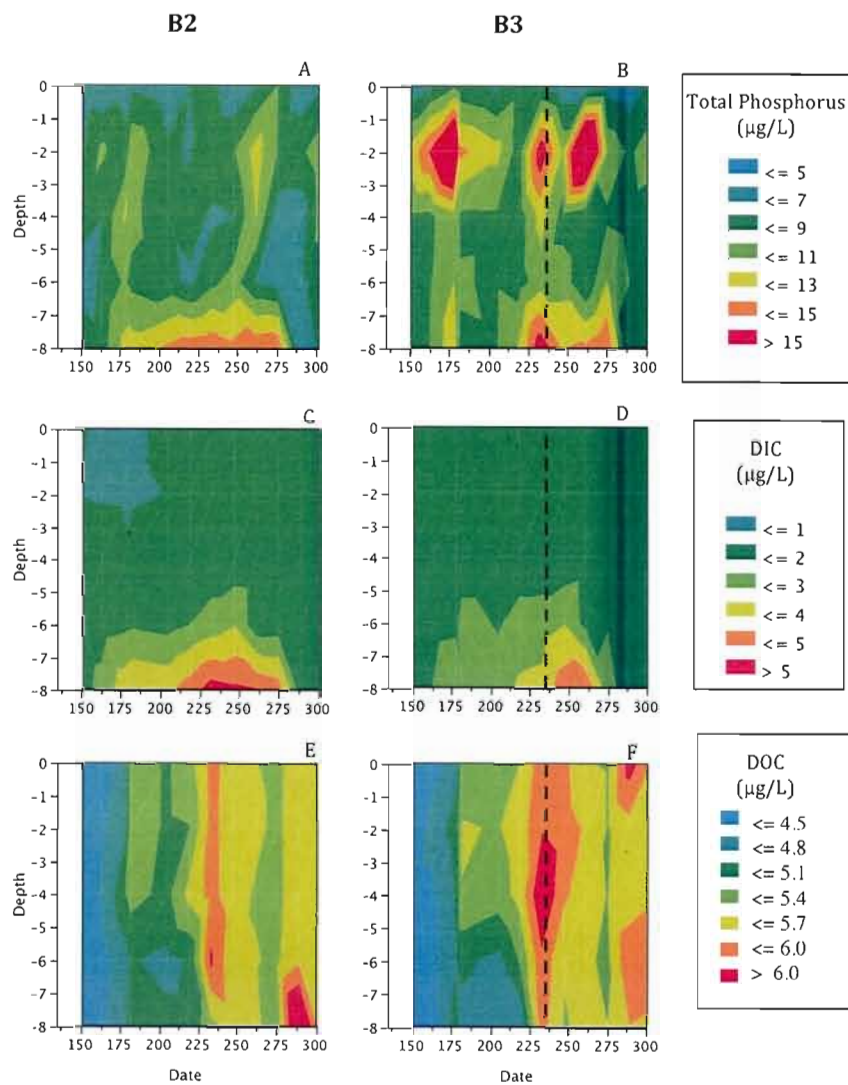


Figure 3.5 Nutrient profiles in Lac Croche for summer 2008 (ordinal dates) for total phosphorus (A,B), dissolved inorganic carbon (C,D) and dissolved organic carbon (E,F) for Basins 2 (A, C, E) and 3 (B, D, F). The dashed line represents the end of the mixing period (B,D,F).

### 3.3.2 Total Plankton Standing Crop

Total volumetric phytoplankton concentration and zooplankton biomass were regressed on thermocline depth irrespective of basin and time in order to gain an understanding of the role of thermocline depth. Total chl *a* estimated using the FluoroProbe showed a polynomial relation with thermocline depth (Figure 3.6). Phytoplankton biomass increased with thermocline depth from 0 to 8 m deep and decreased when thermoclines were deeper than 8 m. This was not the case for zooplankton. Total biomass estimated from the LOPC data did not show a significant relation with thermocline depth (Figure 3.6).

#### 3.3.2.1 Phytoplankton Spectral Group Biomass

By spectral group, the Green algae and Browns (diatoms, dinoflagellates plus chrysophytes) showed an increasing areal biomass with thermocline depth. The polynomial relation of the Greens was highly significant (Figure 3.7) with highest biomass in this group being found with thermoclines between 6 and 7 m depth. Green algae biomass was higher during the mixing period in Basin 3 than they were in the unmixed Basin 2 for the same thermocline depth. For Browns the relation was almost significant ( $\alpha=0.058$ ) with an increase in biomass of this group across all depths (Figure 3.7). Cyanobacteria (Cyanos) and cryptophytes (Cryptos) both decreased significantly and linearly with thermocline depth (Figure 3.7).

#### 3.3.2.2 Specific Zooplankton Abundance

Although total zooplankton biomass was not related to thermocline depth (Figure 3.6), some taxonomic groups identified from the net samples were. *Daphnia* spp., *Bosmina* sp., total cladocerans, cyclopoids copepods, total copepods and one

unidentified species of the rotifer *Kellicottia* increased significantly (polynomial or linear) with thermocline depth (Figures 3.8, 3.9 and 3.10). Cyclopoid copepods were more abundant while mixing occurred in Basin 3 than they were in the unmixed Basin 2 for the same thermocline depth (Figure 3.9). *Keratella taurocephala* and total rotifers showed a positive relationship that was almost significant (Figure 3.10). The cladoceran *Holopedium gibberum*, the calanoid copepods and the rotifer *Keratella cochlearis* showed no relation with thermocline depth (Figures 3.8, 3.9 and 3.10). The regressions done with the size class abundance from the LOPC showed no significant relationships with thermocline depth (data not shown).

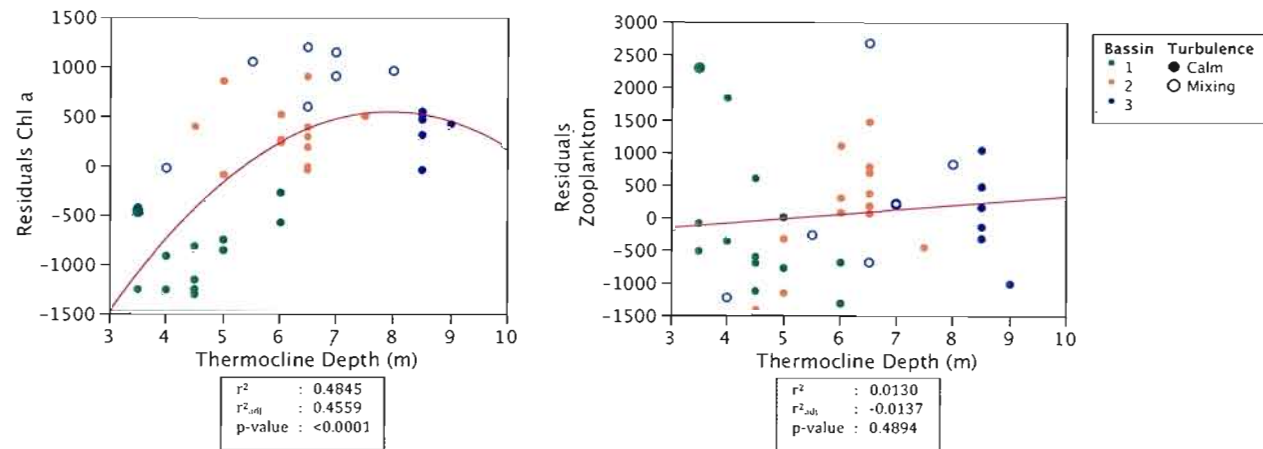


Figure 3.6 Regression of total phytoplankton concentration (left) and total zooplankton biomass (right) time residuals in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3.

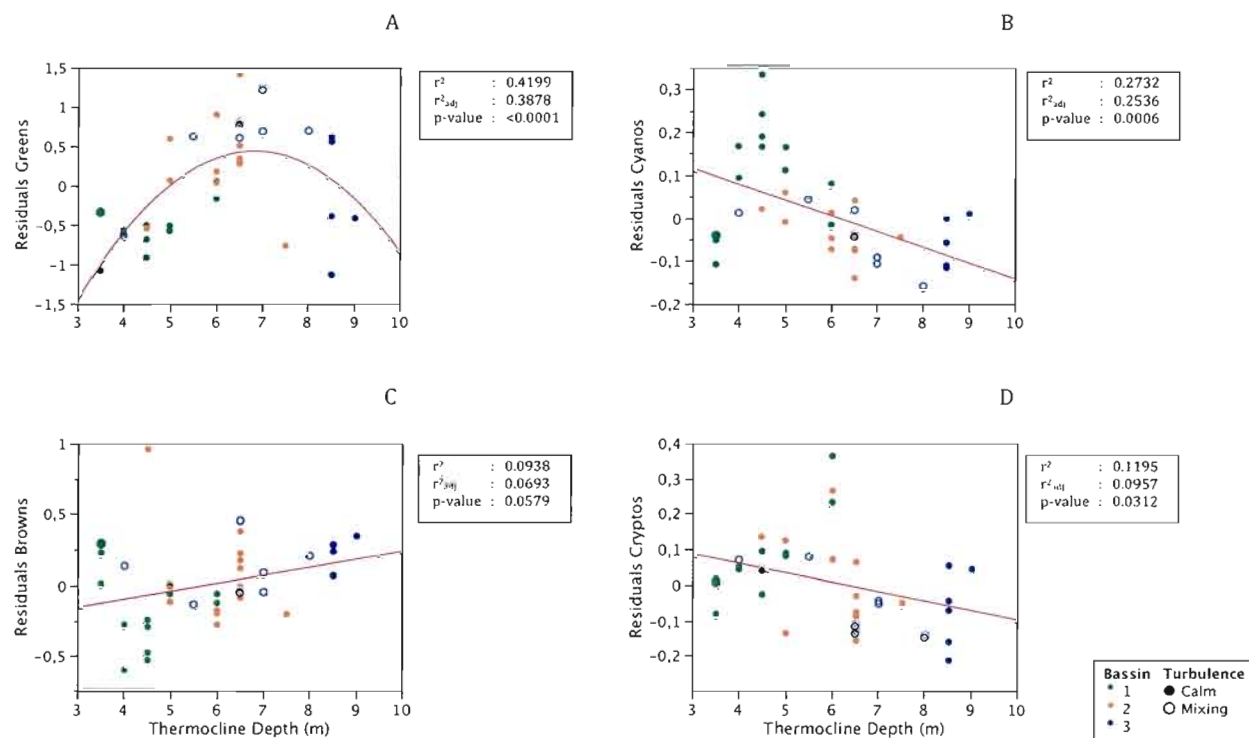


Figure 3.7 Regression of phytoplankton spectral group biomass time residuals (Greens: A, Cyanobacteria : B, Browns (Dinoflagellates, Diatoms and Chrysophytes) : C, Cryptophytes : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3.



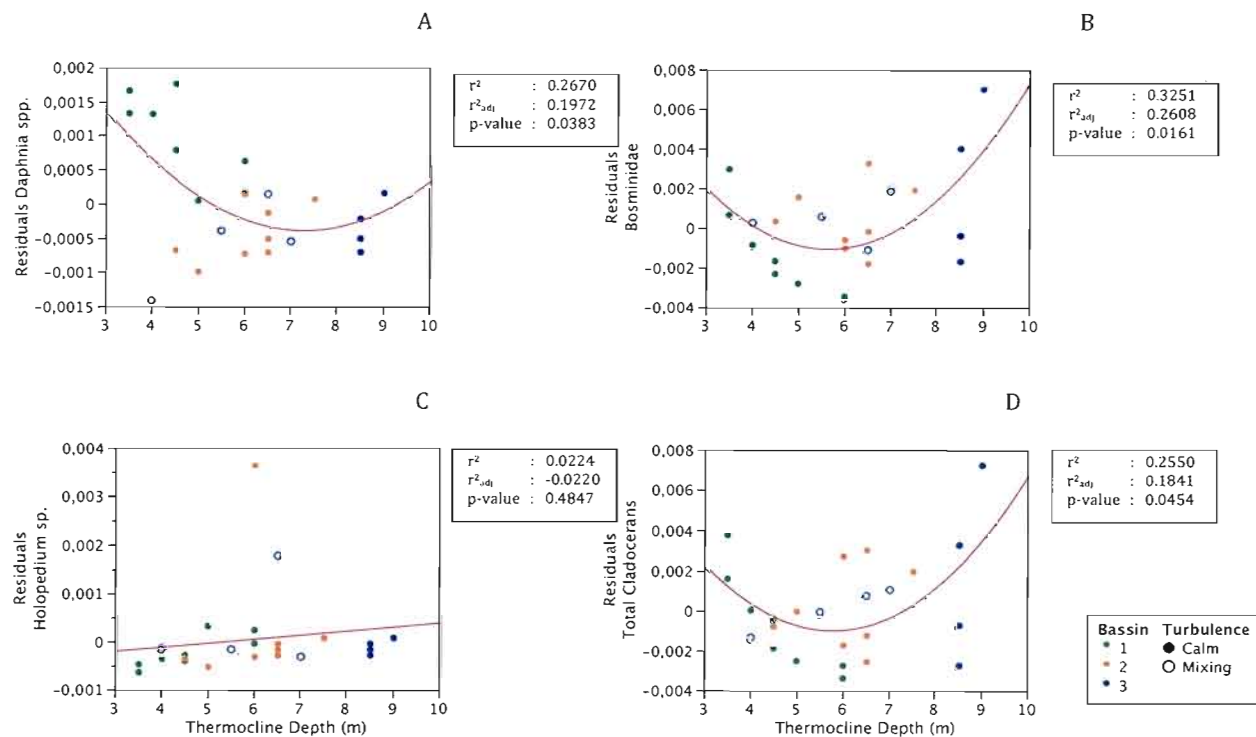


Figure 3.8 Regression of cladoceran zooplankton density time residuals (*Daphnia* spp.: A, *Bosmina* sp.: B, *Holopedium gibberum* : C, total cladocerans : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3.

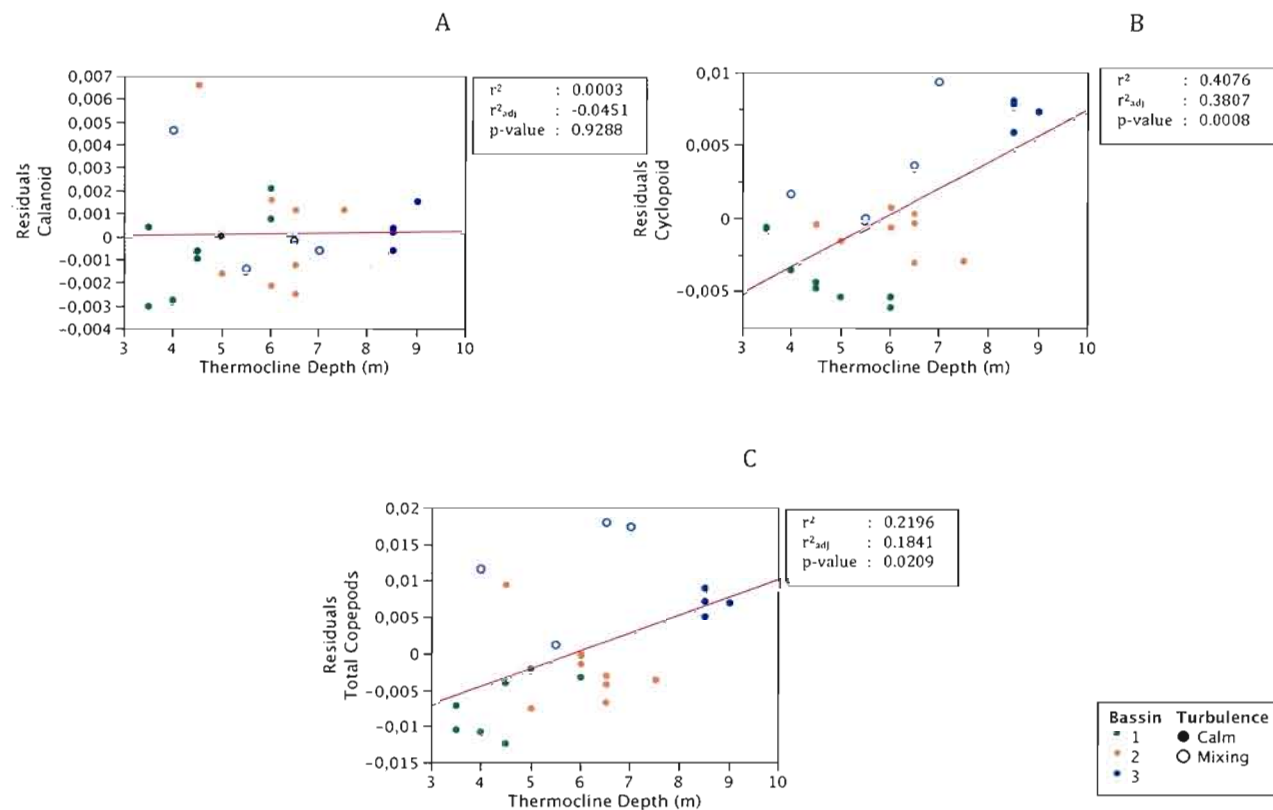


Figure 3.9 Regression of copepod zooplankton density time residuals (calanoids : A, cyclopoids: B, total copepods : C) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3.

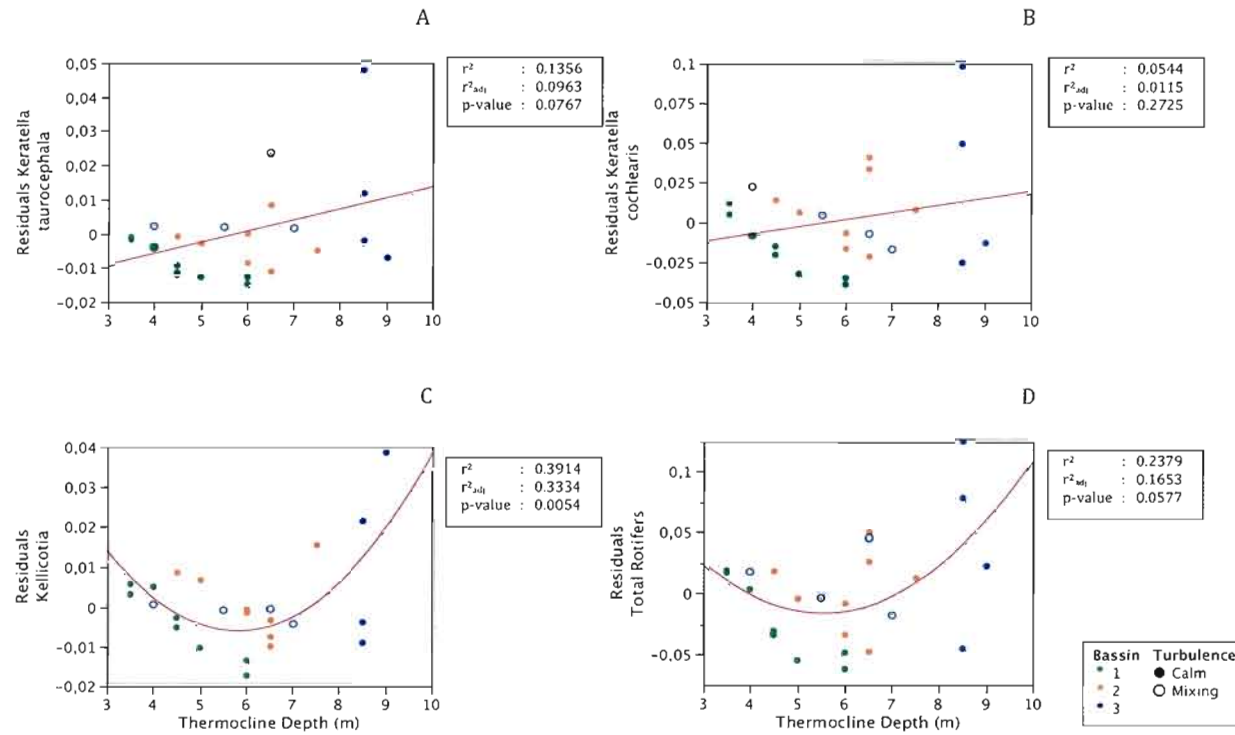


Figure 3.10 Regression of rotifer zooplankton density time residuals (*Keratella taurocephala* : A, *Keratella cochlearis* : B, *Kellicottia* sp. : C, total rotifers : D) in Lac Croche during summer 2008 as function of thermocline depth for all Basins and for the calm and mixing periods of Basin 3.

### 3.3.4 Plankton Vertical Distribution

#### 3.3.4.1 Phytoplankton Vertical Distribution

In the year prior to mixing (2007) the phytoplankton biomass peak was almost always found at the thermocline in the three basins, but the peak was most pronounced in Basin 1 (Figure 3.11). In 2008, the situation was similar in control Basin 1 but the phytoplankton were much more homogeneously distributed in the epilimnion for Basins 2 and 3, although the densities were higher in Basin 3 than in 2.

For the spectral groups, Green algae were more concentrated in 2008 than in 2007 in all basins. Their densities were also more homogeneous over the epilimnion in Basins 2 and 3 in 2008 however (Figure 3.12). Cyanobacteria were found in peaks around 4 to 6m deep in 2007. In 2008, they had a similar vertical distribution in Basins 1 and 2, but with lower densities and most notably, they were almost completely absent from Basin 3 in 2008 (Figure 3.13). In 2007, the Browns (diatoms, dinoflagellates and chrysophytes) showed a peak in early summer around 3 to 4 m in the three basins. This peak was still present in 2008 in control Basin 1, but Basins 2 and 3 showed a more homogeneous epilimnetic distribution that lasted the entire summer. This tendency was more pronounced in Basin 3 (Figure 3.14). Finally, the Cryptophytes had highest densities around 4 to 5m deep in all three Basins in 2007. The situation was similar in 2008 for control Basin 1 while in Basin 2 they were slightly higher in the water column, around 3 m. In the mixed Basin 3, there was a little peak at the beginning of the summer around 3 m, after which most of the Cryptophytes were found below 5 m deep (Figure 3.15).

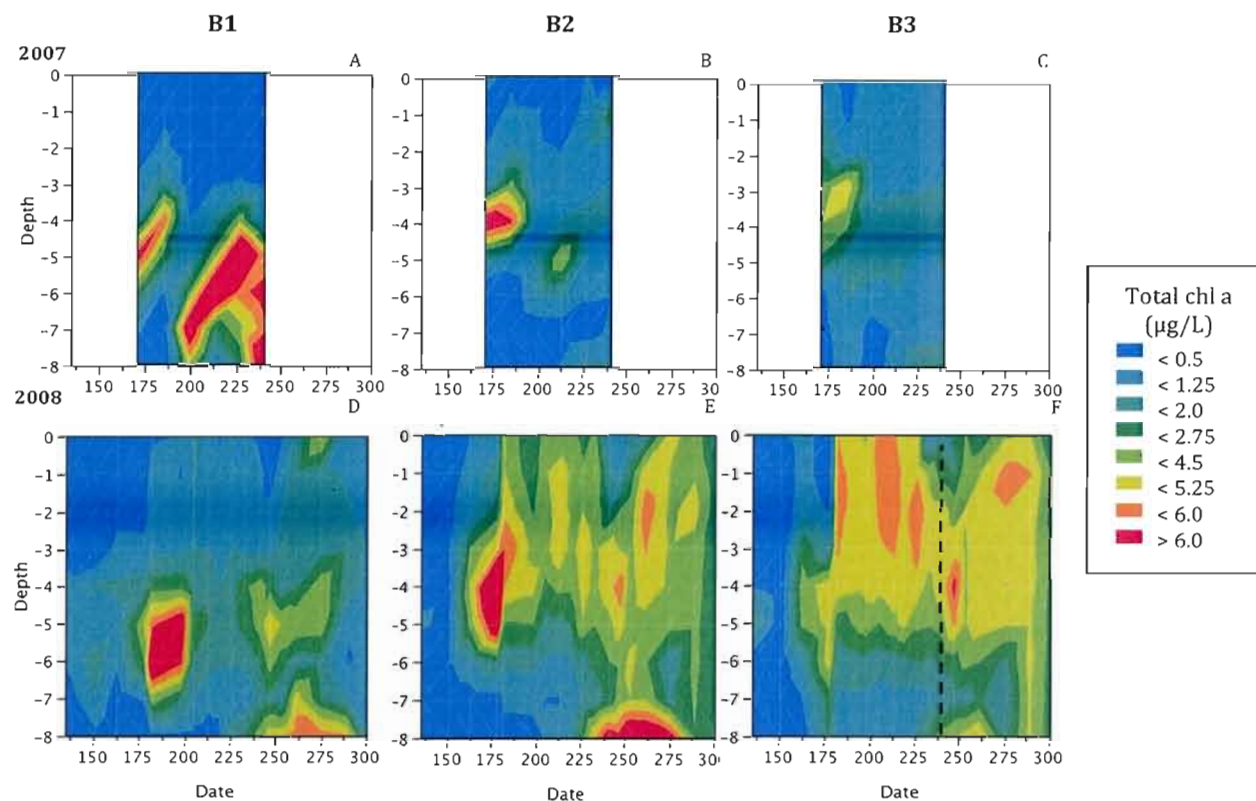


Figure 3.11. Total phytoplankton vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to F) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

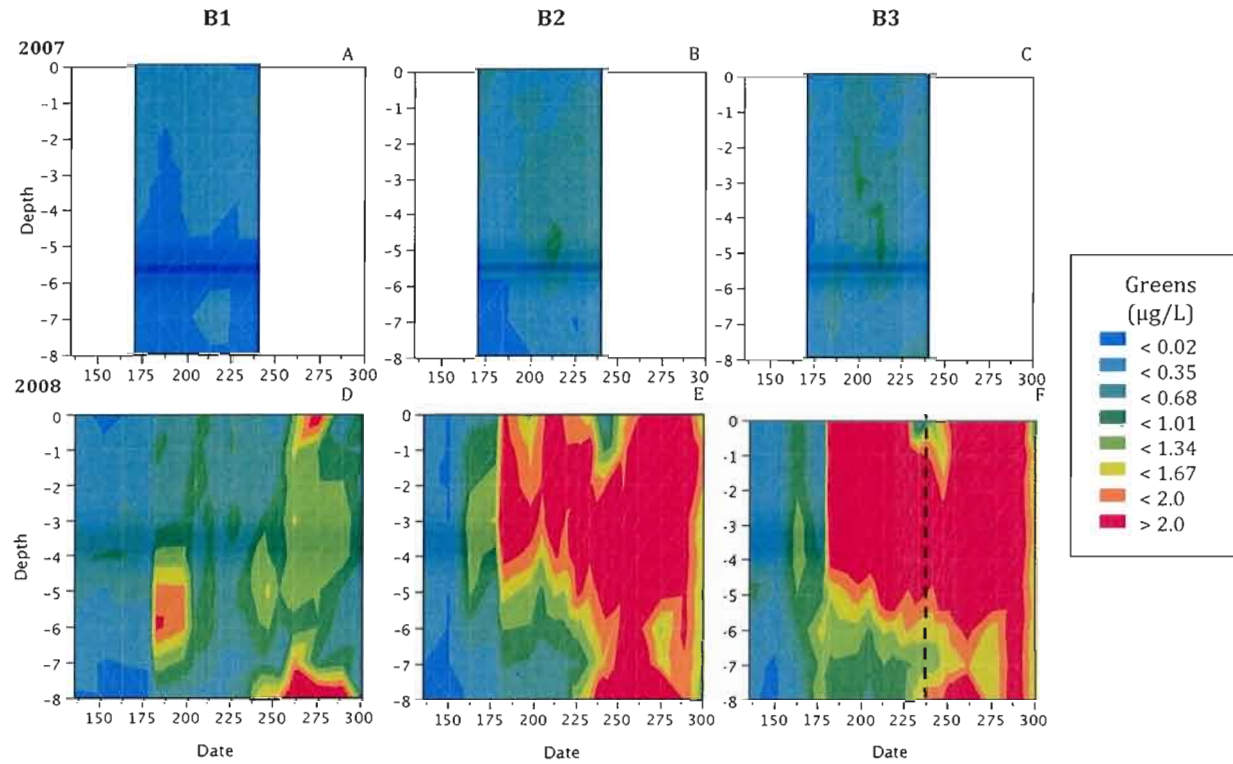


Figure 3.12 Green algae vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

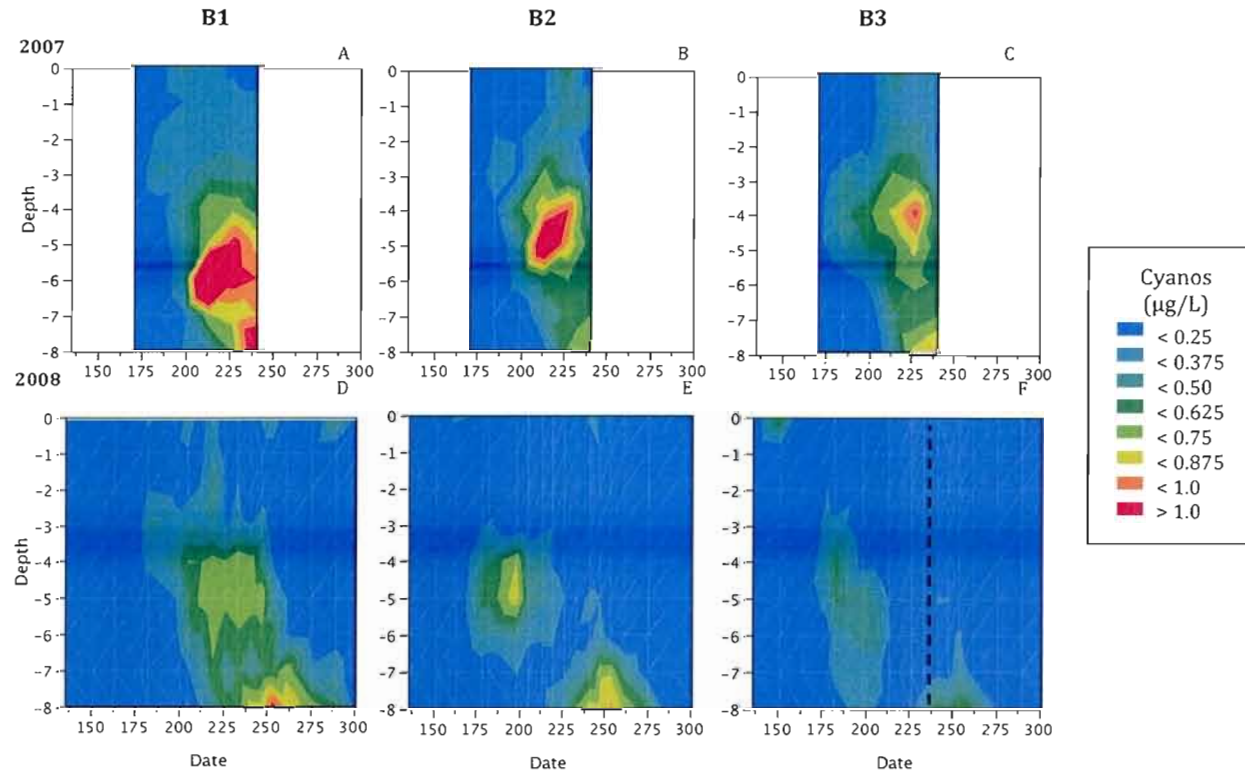


Figure 3.13 Cyanobacteria vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

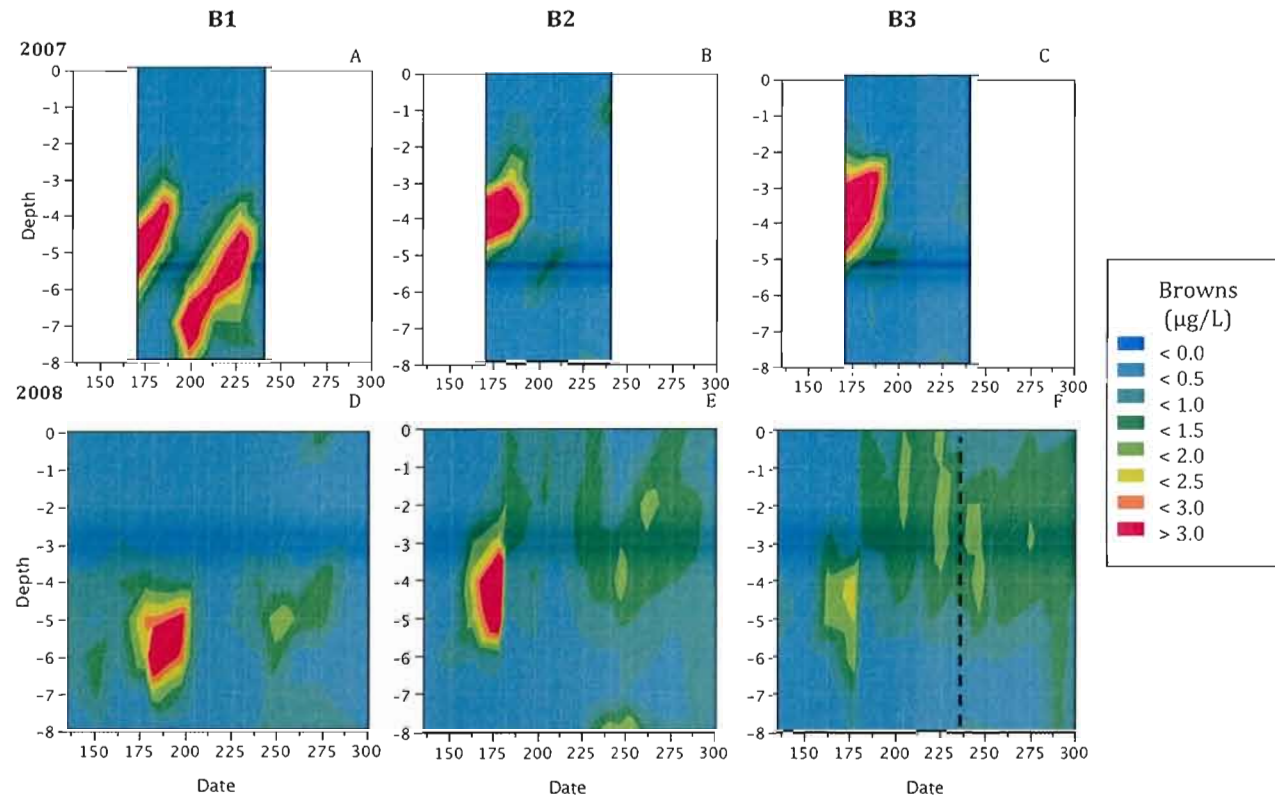


Figure 3.14 Brown algae vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).



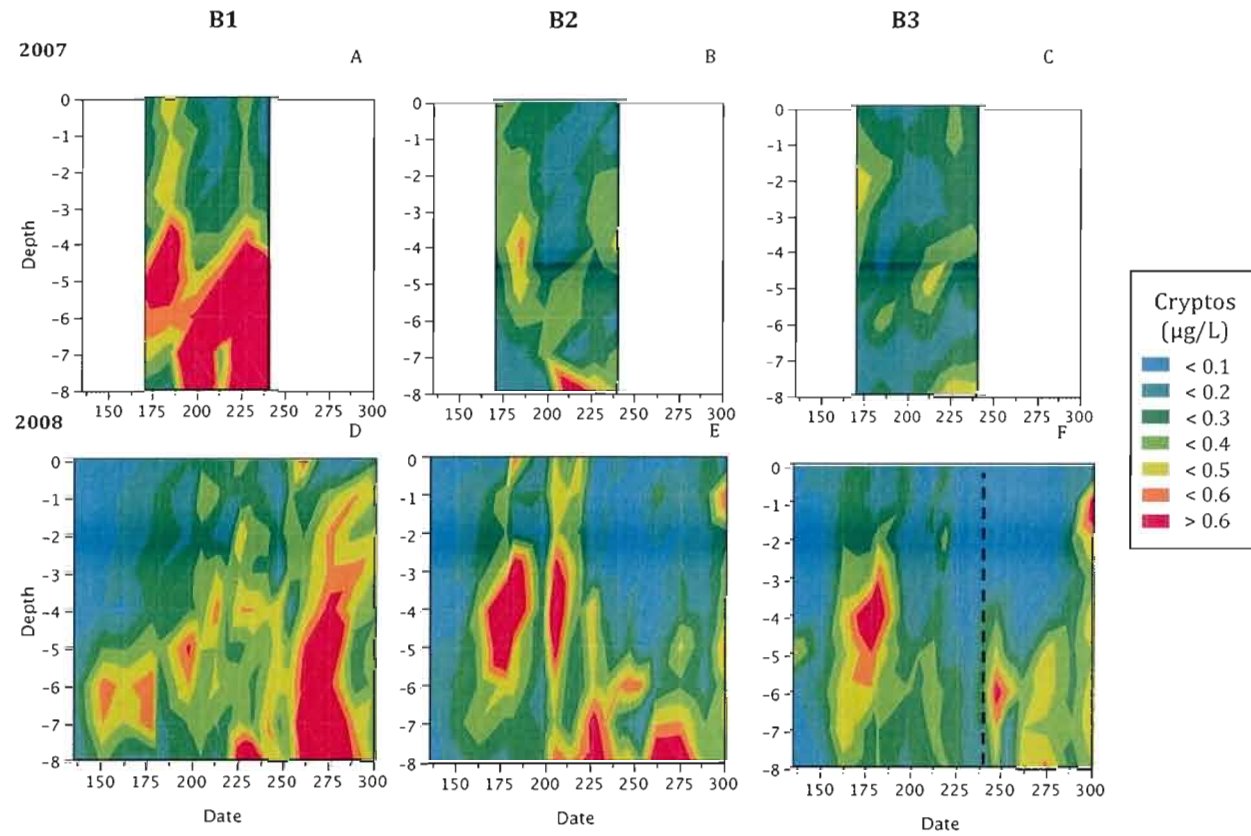


Figure 3.15 Cryptophyte vertical distribution through summer 2007 (A to C) and 2008 (D to E) for Basin 1 (A and D), Basin 2, (B and E) and Basin 3 (C and F). The dashed line represents the end of the mixing period (F).

#### 3.3.4.2 Zooplankton Vertical Distribution

Zooplankton vertical profiles were only available for size classes taken with the LOPC in 2008. Peaks in total biomass of zooplankton (Figure 3.16) were usually found around the thermocline in Basin 1 (3 m) and in Basin 2 (5 m). However, in the experimentally mixed Basin 3, there were no tendencies in the distributional patterns through the summer. Instead, zooplankton showed small peaks at various depths.

By body size, the smallest (300-500  $\mu\text{m}$  ESD) size class showed a divergent distribution: most biomass was restricted to the area around the thermocline in Basins 1 and 2 (3m and 5m respectively) while in the mixed Basin 3, the peak was not as precisely located, although in general, biomasses were greater between 4 and 7 m (Figure 3.17). The medium (500-750  $\mu\text{m}$  ESD) size class had a similar distribution, but with less defined peaks in Basins 1 and 2. In Basin 3, the distribution was much more homogeneous and the highest values were found between 2 and 5 m ; higher than Basin 2, but lower than Basin 1 (Figure 3.18). The largest zooplankton size class (>750  $\mu\text{m}$  ESD) were the most rare and did not show consistently peaked patterns. The clearest pattern is one of higher densities near the surface (0 to 4 m) at the end of the summer in Basin 3 (after mixing had stopped) and at the beginning of summer in Basin 1 (Figure 3.19).

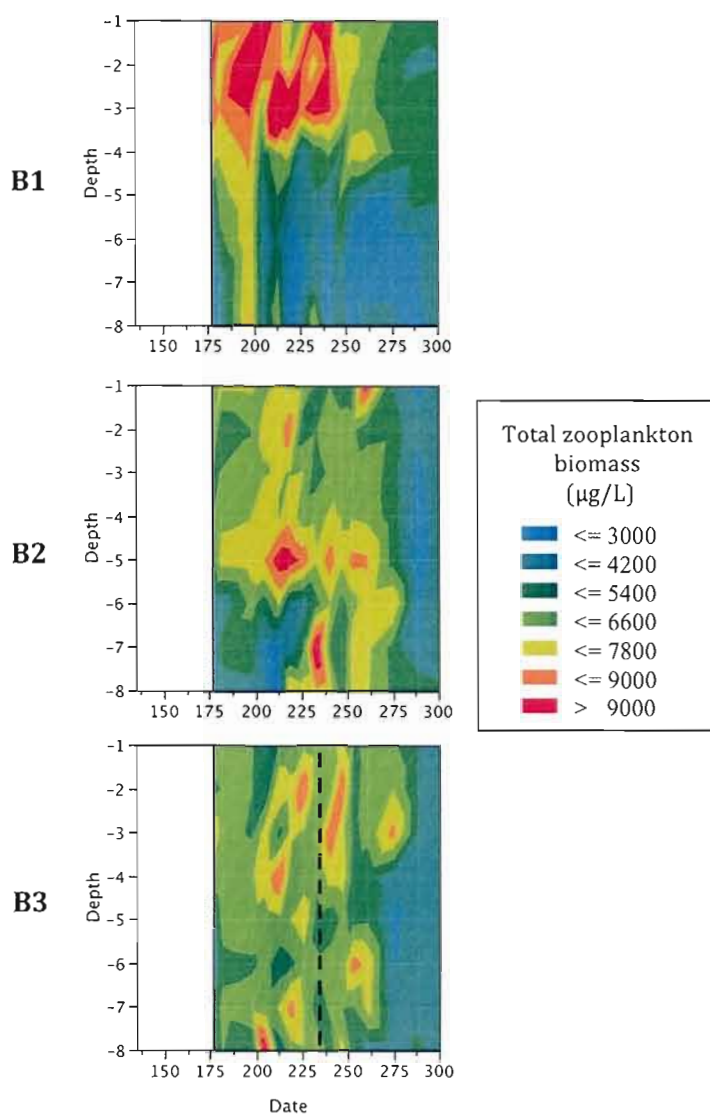


Figure 3.16 Total zooplankton biomass vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period.

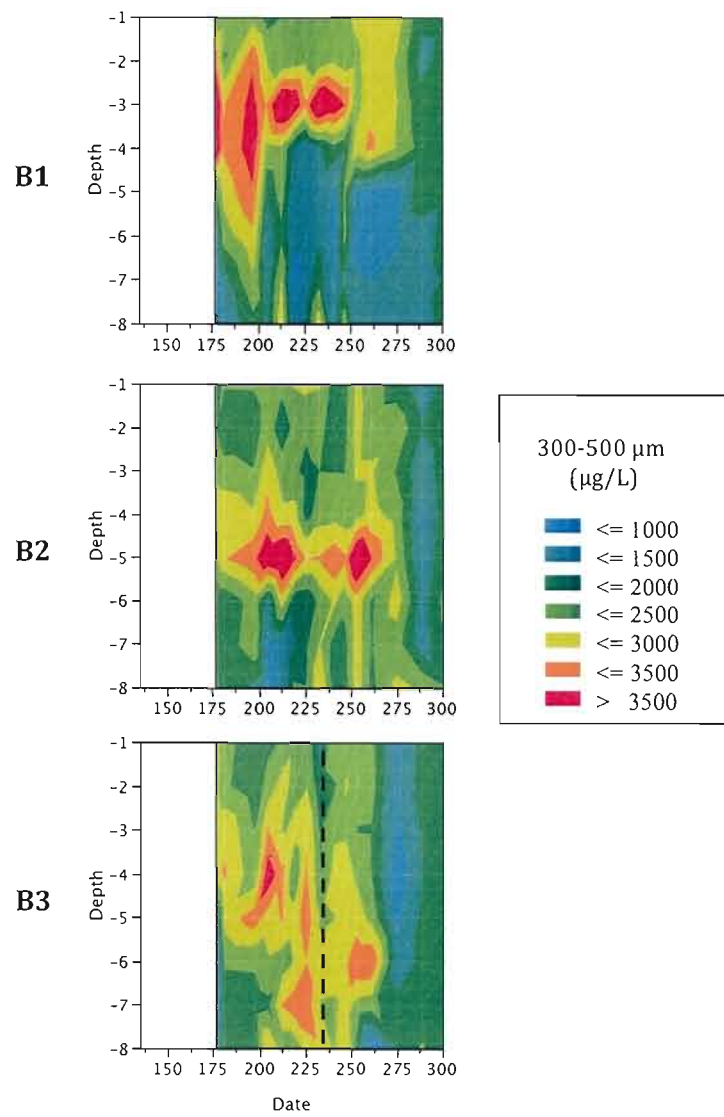


Figure 3.17 Small zooplankton (300-500  $\mu\text{m}$  ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period.

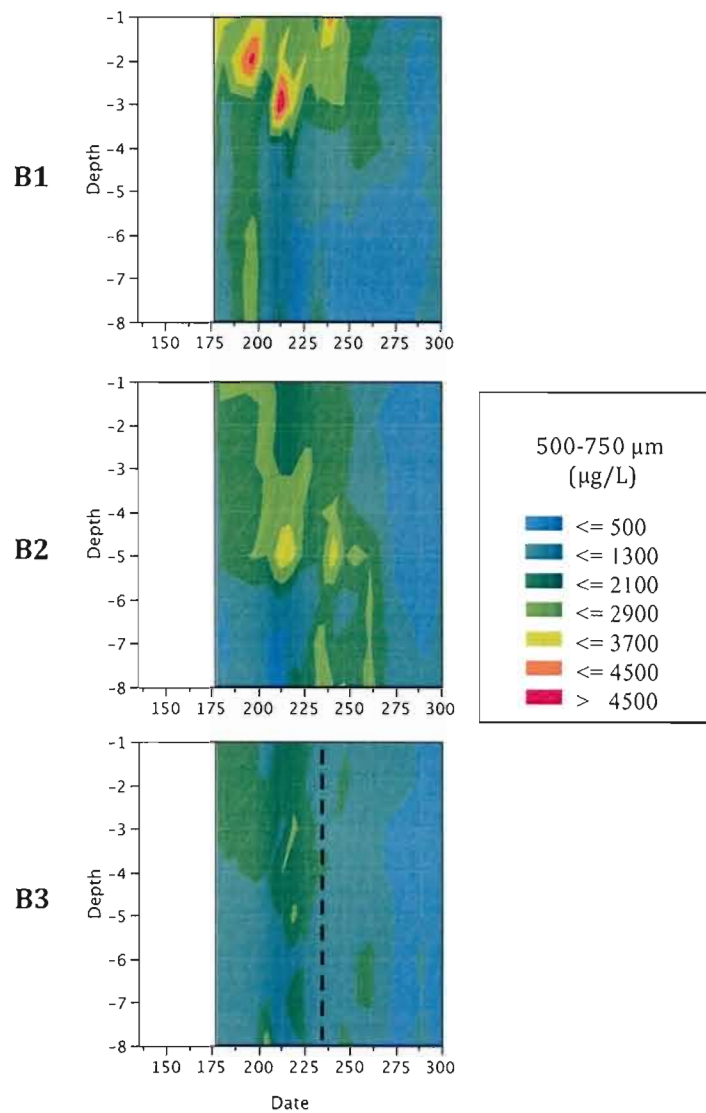


Figure 3.18 Medium zooplankton (500-750  $\mu\text{m}$  ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period.

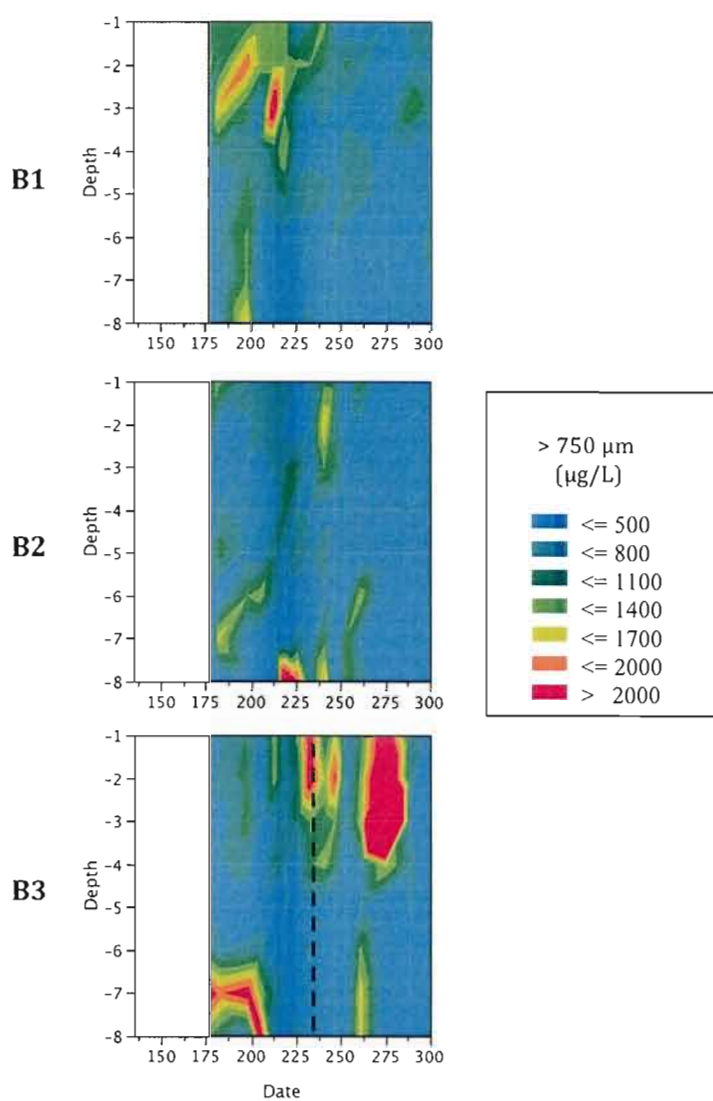


Figure 3.19 Large zooplankton (> 750  $\mu\text{m}$  ESD) vertical distribution through summer 2008 for the three basins. The dashed line represents the end of the mixing period.

### 3.3.5 Taxonomic Changes

The effect of the experimental treatments on plankton taxonomic composition was tested by comparing the 2007 and 2008 samples. As outlined in the Methods, response variables were generated from the difference between the impacted basin and its control in each year.

#### 3.3.5.1 Variation in Phytoplankton Taxonomic Composition

Green algae increased in 2008 for all three difference variables (deepening alone, turbulence alone and deepening + turbulence) (Table 3.2, 3.3 and 3.4, paired t-test and Wilcoxon's U test). The only significant result for cyanobacteria (blue-green algae) came from the one-way Wilcoxon's U test for turbulence which caused a decrease in cyanobacteria. Browns, Cryptophytes and total chl *a* all increased significantly with thermocline deepening.

Some preliminary identification of fixed phytoplankton samples was done in order to determine which genera dominated the biomass peak (sampled depth using a Van Dorn bottle) in each basin (unpublished data B.E. Beisner lab). Preliminary analyses suggest that the higher green algae biovolumes detected by the FluoroProbe were mainly owing to increases in *Cosmarium* sp. in Basin 3. The increases in Browns in this basin could be attributed mainly to increases in Chrysophytes (*Phaeoschizochlamys* sp.) and Dinoflagellates (*Gymnodinium* sp.) and not to large increases in Diatoms (data not shown). However, two genera were found almost exclusively and for a much longer period of time in the experimental Basin 3 including a Diatom (*Asterionella*) and a Green (*Staurodesmus*).

Table 3.2 Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening alone (Basin 2 minus Basin 1) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks(\*) indicate significant differences. The p-values one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.

Treatment			Wilcoxon	
(Basin	Phytoplankton	U	upper	lower
Difference)			tail	tail
			p-value	p-value
			>	<
Deepening (B2-B1)				
	Greens	10.5	0.016*	0.984
	Cyanos	4.5	0.219	0.781
	Browns	9.5	0.031*	0.969
	Cryptos	10.5	0.016*	0.984
	Total chl <i>a</i>	10.5	0.016*	0.984



Table 3.3. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with turbulence alone (Basin 3 minus Basin 2) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (\*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008

Treatment			Wilcoxon	
(Basin Difference)	Phytoplankton	U	upper tail p-value >	lower tail p-value <
Turbulence (B3-B2)				
	Greens	9.5	0.031*	0.969
	Cyanos	-9.5	0.969	0.031*
	Browns	2.5	0.344	0.656
	Cryptos	-5.5	0.844	0.156
	Total chl <i>a</i>	3.5	0.281	0.719

Table 3.4. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening + turbulence (Basin 3 minus Basin 1) for phytoplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (\*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008

Treatment		U	Wilcoxon	
(Basin Difference)	Phytoplankton		upper tail p-value >	lower tail p-value <
Deepening+Turbulence (B3-B1)				
	Greens	10.5	0.016*	0.984
	Cyanos	-7.5	0.922	0.078
	Browns	3.5	0.281	0.719
	Cryptos	4.5	0.219	0.781
	Total chl <i>a</i>	4.5	0.219	0.781

### 3.3.5.2 Variation in Zooplankton Taxonomic Composition

No significant differences between 2007 and 2008 were observed for any cladocerans (Table 3.5, 3.6 and 3.7, paired t-test and Wilcoxon's U test). Cyclopoid copepods were more abundant in 2008 than in 2007 in all three treatments. However the results for deepening + turbulence together were more significant than those of deepening or turbulence alone. For the rotifers, deepening had a strong effect on *Kellicottia* sp. with the difference linked to deepening being more significant than the one linked to deepening + turbulence, which was only detected by the Wilcoxon test. *Keratella* spp. were also influenced by the experimental manipulation: *Keratella taurocephala* abundances increased with deepening + turbulence while *Keratella cochlearis* increased with thermocline deepening alone.

Table 3.5. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening alone (Basin 2 minus Basin 1) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (\*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.

Treatment			Wilcoxon	
(Basin	Zooplankton	U	upper	lower
Difference)			tail	tail
			p-value	p-value
			>	<
Deepening (B2-B1)				
<b>Total Cladocerans</b>		4.5	0.219	0.781
	<i>Daphniaspp.</i>	-6.5	0.891	0.109
	<i>Bosminasp.</i>	6.5	0.109	0.891
	<i>Hopopediumsp.</i>	3.5	0.219	0.781
<b>Total Copepods</b>		-3.5	0.719	0.281
	Total Calanoids	-4.5	0.781	0.219
	Total Cyclopoids	8.5	0.047*	0.953
<b>Total Rotifers</b>		8.5	0.047*	0.953
	<i>Keratella taurocephala</i>	6.5	0.109	0.891
	<i>Keratella cochlearis</i>	9.5	0.031*	0.969
	<i>Kellicottia sp.</i>	10.5	0.016*	0.984
	<i>Polyarthrasp.</i>	3.5	0.281	0.719

Table 3.6. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with turbulence alone (Basin 3 minus Basin 2) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (\*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.

Treatment		U	Wilcoxon	
(Basin Difference)	Zooplankton		upper tail p-value >	lower tail p-value <
Turbulence (B3-B2)				
<b>Total Cladocerans</b>		-4.5	0.781	0.219
	<i>Daphniaspp.</i>	0.5	0.500	0.500
	<i>Bosmina</i> sp.	-5.5	0.844	0.156
	<i>Hopopedium</i> sp.	-3.5	0.719	0.281
<b>Total Copepods</b>		9.5	0.031*	0.969
	Total Calanoids	3.5	0.281	0.719
	Total Cyclopoids	10.5	0.015*	0.984
<b>Total Rotifers</b>		10.5	0.016*	0.984
	<i>Keratella taurocephala</i>	3.5	0.281	0.719
	<i>Keratella cochlearis</i>	5.5	0.156	0.844
	<i>Kellicottia</i> sp.	0.5	0.500	0.500
	<i>Polyarthrasp.</i>	6.5	0.109	0.891

Table 3.7. Results of comparisons (Wilcoxon's U test) for differences associated with deepening + turbulence (Basin 3 minus Basin 1) for zooplankton concentration in 2007 and 2008. Asterisks (\*) indicate significant differences. The p-values are for one-tailed t-tests where the value in 2007 was larger (<) or smaller (>) than in 2008.

Treatment		U	Wilcoxon	
(Basin Difference)	Zooplankton		Upper	lower
			tail	tail
			p-value >	p-value <
Deepening+Turbulence (B3-B1)				
<b>Total Cladocerans</b>		4.5	0.219	0.781
	<i>Daphniaspp.</i>	-5.5	0.844	0.156
	<i>Bosmina sp.</i>	4.5	0.219	0.781
	<i>Hopopediumsp.</i>	2.5	0.344	0.656
<b>Total Copepods</b>		5.5	0.156	0.844
	Total Calanoids	-4.5	0.781	0.219
	Total Cyclopoids	10.5	0.016*	0.984
<b>Total Rotifers</b>		10.5	0.016*	0.984
	<i>Keratella taurocephala</i>	10.5	0.016*	0.984
	<i>Keratella cochlearis</i>	8.5	0.047*	0.953
	<i>Kellicottia sp.</i>	10.5	0.015*	0.984
	<i>Polyarthrasp.</i>	6.5	0.109	0.891

### 3.3.6 Linking Community Composition to Abiotic Conditions

None of the RDAs performed in order to link the changes in taxonomic composition to variation in abiotic variables was significant at  $\alpha=0.05$  (data and graphs not shown).

## 3.4 Discussion

Freshwater ecosystems are exposed to various stressors which can significantly modify their functioning (Vinebrooke *et al.* 2004 ; Christensen *et al.* 2006 ; Keller 2009). It has been shown that perturbations, which affect physical-chemical conditions of lakes, can occur naturally, such as forest fires (Carignan *et al.* 2000), or via climate changes modifying the DOC input in the lake (Schindler *et al.* 1997). Perturbations can also be anthropogenically-induced, including forest clearcutting which can cause increased wind at the surface of lakes with a subsequent thermocline deepening (France 1997 ; Scully *et al.* 2000). Furthermore, in an effort to maintain water quality in lakes, various methods are currently being used to control algal blooms, which can also impact lake ecosystem structure and function. Mixing systems using pumps or air bubblers cause a modification of thermal stratification and add turbulence to the water column. Our study shows that variation in mixing and/or thermocline depth can both strongly affect the plankton community taxonomic and spatial structure. Through a whole-lake experimental manipulation, we found that total plankton production, taxonomic composition and vertical distribution were modified by increased mixing and thermocline deepening. Because of the design (part of which was admittedly inadvertent) of our study, we were able to explore the individual effects of deepening, turbulence as well as the joint effects of turbulent mixing and thermocline deepening on the plankton habitat conditions (physical-chemical variables) as well as on plankton biomass production and composition .

### 3.4.1 Plankton Habitat Conditions

The thermocline effectively deepened in the experimental basin, being reduced to 7.5 m from the thermocline's normal position at around 4.5 m. The goal was to replicate the thermocline deepening that might occur in a lake suddenly exposed to increased wind access and velocity as suggested by France (1997). Although under normal conditions the main determinant of mixing depth is water clarity, dependent on coloured DOC concentration (Fee *et al.* 1996), wind increases at lake surfaces become relevant when perturbations to the watershed occur. Our intermediate (Basin 2) also experienced a 1.5m thermocline deepening, but without being physically mixed. This unplanned "treatment" application thus allowed us to determine the effect of thermocline deepening alone. The thermal stratification modification was probably caused by a heat transfer from the curtain separating this basin from the experimental one.

In contrast to other destratification experiments in which anoxia in the deepest waters of lakes was eradicated (Visser *et al.* 1996a ; Heo and Kim 2004), in our study, we noted only a slight increase in dissolved oxygen in the mixed basin with an anoxic zone still present. This difference is likely a result of differences in our mixing methodology from previous work. Others have used air bubblers which would obviously introduce oxygen to deeper waters. Moreover, in our case, we pumped water from a depth of 8m using the SolarBee® instead of from the bottom of the lake. If we had pumped from deeper depths, we would have more likely seen a total destratification of the basin with an elimination of anoxia at the sediment-water interface.

In terms of the biogeochemical variables we monitored (TP, DIC and DOC) our observations were in line with other water column mixing studies (e.g. Visser *et al.* 1996a ; Heo and Kim 2004): the vertical distribution of nutrients and dissolved carbon did not differ between the unmixed Basin 2 and the mixed Basin 3 in 2008. However,



our results run contrary to a studies wherein sediment resuspension was permitted as a result of deeper mixing in enclosures (Weithoff *et al.* 2000) or in shallow lakes where wind-induced destratification caused a resuspension of nutrient rich water from the hypolimnion resulting in increased phosphorus concentration in the epilimnion (Kristensen *et al.* 1992). The only difference we observed between basins was that TP concentration reached higher peaks in the mixed basin. However, it is important to note that both of the basins wherein nutrients were monitored experienced thermocline deepening, so we cannot know for certain what the response to thermocline deepening would have been. For example, we cannot know for certain whether or not the exposure of a larger segment of lake-bottom sediments to warmer epilimnetic water increased nutrient release in the basins with deeper thermoclines because both of measured basins measured experienced deepening. In either case, the fact that the experimental basin was more turbulently mixed did not lead to a redistribution of nutrients and carbon compared to an unmixed basin with a similar thermal structure.

### 3.4.2 Phytoplankton

To our knowledge no studies have experimentally demonstrated the impact of thermocline deepening alone on a lake plankton community wherein no experimenter-induced physical mixing of the water column occurred. Recent cross-lake work has demonstrated that thermocline depth can have important impacts on phytoplankton vertical distribution and composition (Longhi and Beisner 2009). Other experimental work has also used mixing to modify the thermal stratification in lakes (e.g. Visser *et al.* 1996a ; Huisman *et al.* 2004) but in doing so have eliminated the thermocline instead of deepening it, as we have done.

Phytoplankton standing stock increased with mixing depth from 0 to 8m. For deeper thermoclines, we saw decreasing total biomass. These results for total phytoplankton biomass are consistent with other studies of mixing depth effects on

phytoplankton. Diehl (2002) predicted in his model and tested in mesocosm experiments his hypothesis that phytoplankton standing stock would present a unimodal relation with mixing depth, increasing with depth, but decreasing because of a shortage of light at high mixing depth (Diehl *et al.* 2002 ; Berger *et al.* 2006). Experiments have also shown that phytoplankton biomass can increase with destratification, resulting from mixing (Visser *et al.* 1996a ; Heo and Kim 2004). Both thermocline deepening and mixing caused a modification of phytoplankton vertical distribution. In both perturbed basins, total phytoplankton, Greens and Browns biomass showed a more homogeneous distribution rather than a defined peak. These results demonstrate that strong, stable stratification can promote the distribution of phytoplankton into thin layers or peaks (Klausmeier and Litchman 2001 ; Longhi and Beisner 2009).

The unimodal relationship between total phytoplankton biomass and mixing depth was mainly driven by the response of Green algae, which saw biomass increases up to depths of 7 m, but also by Browns at deeper mixing depths. These results can be explained by the respective abilities of these groups to persist under low light conditions (Litchman 2000). The variation in total and spectral group-level phytoplankton biomass with a deeper thermocline can also be attributed to a decrease in sedimentation losses caused by greater mixing across a deeper epilimnion (Diehl 2002). Diatoms, because of their heavy silica frustules, usually experience great sedimentation loss, but some studies have shown that turbulence and thermocline deepening could reduce this important loss (Reynolds 1984 ; Diehl 2002 ; Ptacnik *et al.* 2003). Two non-motile genera, known for their sensitivity to stratification, were only found only in the mixed basin: the low light tolerant diatom *Asterionella* sp. and the green algae *Staurodesmus* sp. (Reynolds *et al.* 2002). Another green algae, *Cosmarium* sp., which depends on physical mixing (Reynolds 2002) was more abundant in the mixed basin. Visser and collaborators (1996b) used sedimentation traps to compare sedimentation losses of another green algae, *Scenedesmus*, in lake Nieuwe Meer before and during an artificial mixing. They found less *Scenedesmus* in their traps during the mixing even though more standing crop of this alga has been reported for the same

period. Their results corroborate our observations of higher biomass levels for relatively immotile groups of phytoplankton in the mixed basin. The Brown and Green groups were thus favoured in our experiment by a decline in sedimentation losses. Also, the increase in Browns could be the result of conditions which enhanced the success of mixotrophs. The dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and the Chrysophyte *Uroglena* sp. are mixotrophs (Sanders and Porter 1988) and were more abundant in the mixed Basin 3. This could mean that mixotrophy provided a competitive advantage, potentially linked to an increase in bacteria, which were not sampled in this study. Hypotheses about changes to the phytoplankton community structure remain to be more deeply investigated.

Several studies which have examined thermocline deepening have found a decrease in cyanobacteria in relation to mixing depth (Reynolds 1984 ; Visser *et al.* 1996b ; Diehl *et al.* 2002 ; Ptacnik *et al.* 2003 ; Huisman 2004). However, our analysis based on thermocline deepening alone did not show a significant decrease in cyanobacteria. Rather this decrease was only observed in our study when turbulence was present. Thus turbulence appears to be a more important factor than thermal stratification in determining cyanobacteria abundance. In all previous studies, including those in mesocosm, turbulence has always been used to modify thermal stratification likely explaining why they all saw cyanobacterial decline (Diehl *et al.* 2002 ; Ptacnik *et al.* 2003). Models of phytoplankton dynamics in relation to mixing depth and turbulence have shown that changes in phytoplankton taxonomic composition are related more to competitive outcomes than to direct physiological effects (Huisman *et al.* 2004). It has been hypothesized that with increased mixing, buoyant algae like cyanobacteria lose their usual competitive advantage for light acquisition and shading of other species by being moved deeper into the water column through mixing (Diehl *et al.* 2002 ; Huisman *et al.* 2004). However, because Lac Croche is a meso-oligotrophic lake where cyanobacteria are not dominant and do not form problematic blooms, its low abundances could explain the moderate responses we observed to the treatments. Studies where large and significant reductions in cyanobacteria were observed with

mixing were conducted in eutrophic or hypereutrophic lakes (Heo and Kim 2004 ; Huisman *et al.* 2004 ; Becker *et al.* 2006).

Cryptophytes also responded to the experimental treatment: their biomasses were enhanced by thermocline deepening, but not by turbulence caused by active mixing. The only Cryptophyte found in Lac Croche is a *Cryptomonas* sp. which is known for its tolerance to low light levels (Reynolds *et al.* 2002). This could explain why it is still abundant with a decrease in irradiance associated to deeper mixing depth in our study. Studies have linked the increase in this group to its competitive abilities, several Cryptophytes being highly motile, fast-growing and able to grow at low light levels (Visser *et al.* 1996a ; Becker *et al.* 2006).

### 3.4.3 Zooplankton

Zooplankton of all size classes were more homogeneously distributed in the physically mixed basin than they were in either the deepened thermocline or the unmanipulated basin where their biomass was aggregated spatially around the thermocline. The aggregation of zooplankton when unmixed is attributable to the variation in distribution of their phytoplankton food resources (Masson *et al.* 2004), which were also concentrated at the thermocline. Our results are also evidence of "zooplankton stratification" (Thackeray *et al.* 2006). In Lake Windermere, Thackeray and collaborators showed that plankton aggregation increased with the intensity of thermal stratification which they attributed to two possible mechanisms explaining this situation: *passive* redistribution of zooplankters caused by the erosion of thermal stratification and *active* movement of the individuals following the most suitable zone of the heterogeneous environment. Our results suggest that active movement of zooplankton can lead to zooplankton stratification since such a pattern was eliminated when the water column was physically mixed even though a thermocline was still present.

We observed important compositional changes in our zooplankton communities as well with increases in cyclopoid copepods and rotifers in response to thermocline deepening and to mixing. The zooplankton communities thus came to resemble those of spring conditions during which a great deal of mixing of the water column occurs, as also observed by Becker *et al.* (2006) in an artificially mixed reservoir. Average total zooplankton biomass on the other hand did not show a relation with mixing depth. This could indicate that there were compensatory responses amongst different size classes of zooplankton. Berger and collaborators (2006) found that zooplankton biomass decreased with mixing depth, but increased with TP. In our case those two effects may have cancelled each other out: biomass decreased with deeper thermoclines but the accompanying increase in nutrients (TP) (which we cannot verify for certain) supported higher biomass. Moreover, in our experiment, the changes in zooplankton taxonomic composition and abundances were more linked to turbulent mixing than to thermocline deepening itself. Cyclopoid copepods and rotifers (mainly *Keratella* and *Kellicottia*) were more favoured by turbulence and these groups are in fact more often observed in rivers where water is more turbulent (Thorp and Mantovani 2005 ; Sluss *et al.* 2008). Studies done in rivers shown that turbulence has a negative influence on *Daphnia* abundance, causing shifts from a *Daphnia*-dominated community to cyclopoid/rotifer dominated ones (Pace *et al.* 1992 ; Basu et Pick 1996). In addition to being more tolerant to turbulent conditions, they could also benefit from an enhanced contact rate between predator and prey with turbulence (Rothschild and Osborn 1988). This is particularly true for ambush predators, like some cyclopoid copepods (Kiorboe and Saiz 1995 ; Saiz and Kiorboe 1995). The increase in cyclopoid copepods in the mixed basin could thus be related to an enhanced hunting efficiency in turbulent environments. Rotifers on the other hand, are small individuals with short generation time, allowing them to take advantage of perturbed habitats such as the one imposed in our experiment. Finally, the increase in omnivorous cyclopoid copepods could also be related to the increase in the rotifers, forming a part of their prey base as the dominant species of rotifers remaining were mostly species that are well protected from predation by spines.

Although we observed a significant shift to cyclopoids and rotifers, we did not observe strong evidence for a significant decline in *Daphnia* or cladoceran abundances when controlling for the pre-mixed year. These results conform to those of a similar experiment (Becker *et al.* 2006), where no differences in large herbivore density before and after partial experimental destratification were observed. This lack of response points instead to top-down control of the abundances of large herbivores like cladocerans by predators, likely planktivorous fish, which are abundant in this lake. It would be interesting to add information about the higher trophic levels (fishes) and the microbial loop to see if there are important trophic cascades in operation. This integration could also help better understand the processes driving plankton and ecosystem dynamics.

#### 3.4.4 Caveats

The absence of significant results in our attempt to link our biotic responses to the abiotic conditions in the RDA does not suggest that the biotic changes observed are not driven by physical-chemical factors. It is well-known that plankton dynamics and composition are related to both biotic and abiotic determinants (e.g. Pace *et al.* 1992 ; George and Winfield 2000 ; Jeppesen *et al.* 2000 ; Beisner *et al.* 2006). Likely explanations are that there are missing explanatory variables or we did not sample those we did measure at ecologically meaningful spatial and/or temporal scales or that not enough variation in biotic variables has yet emerged after only one year of manipulation.

Finally, the results shown here only represent one year of experimentation in one lake. The addition of more experimental years will, without doubt, lead to greater understanding of the ecosystem and its responses to mixing and thermocline deepening. More data from a larger number of years might also increase the observed



variation, allowing for patterns in the relations between abiotic and biotic variables to emerge.

### 3.5 Conclusion

We found that thermocline deepening altered the vertical stratification of both phytoplankton and zooplankton. Particular plankton like Green algae, Brown algae and Cryptophytes have enhanced biomass production with thermocline deepening. Turbulence also enhanced the biomass production of Green algae, and of zooplankton like rotifers and cyclopoid copepods. The only negative effect we found was for the effect of mixing on cyanobacteria.

According to those findings, a modification of mixing regime and thermal stratification can lead to important changes in plankton community structure, and likely to function as well, given the changes in spatial distributions. Similar variation might be expected to occur as a result of natural processes, but also after anthropogenic perturbation. By studying the possible effects of such changes experimentally now, we may be able to manage lake watersheds in a way that could prevent important undesirable ecosystem consequences. The results of our study are useful for issues of water quality management and also for assessing consequences of future climate changes.

## CONCLUSION

La modification d'une caractéristique physique d'un écosystème peut provoquer des changements tant au niveau physico-chimique qu'au niveau biologique. Une meilleure compréhension des mécanismes entraînant de telles réactions en chaîne permet de mieux prédire les variations futures liées à des phénomènes naturels, mais aussi anthropiques.

Cette étude avait pour but premier de provoquer un abaissement artificiel de la thermocline d'un lac en augmentant le mélange de celui-ci à l'aide d'une éolienne aquatique. Cette modification se voulait une simulation de l'effet d'une hausse des vents. Le second objectif était de constater l'effet de cette perturbation sur les caractéristiques physico-chimiques du lac, mais surtout sur sa communauté planctonique.

L'utilisation d'une approche expérimentale plutôt que descriptive a pour avantage de permettre le témoin des variables. Cependant, une expérimentation comme celle-ci, portant sur un système naturel complet et non pas un mésocosme, rend un témoin total impossible. De plus, le nombre de variables pouvant influencer le système est si grand qu'il n'est pas possible de les échantillonner toutes. L'utilisation d'un système naturel présente de grands avantages au niveau du réalisme et de la représentativité de l'expérience. Cependant, ces avantages ont un coût, une grande portion de la variation observée dans les variables réponses peut être liée à des facteurs qui n'ont pas été pris en considération par l'expérimentateur et ainsi rendre difficile l'analyse des résultats. Il est donc important de construire un plan d'échantillonnage permettant de répondre adéquatement aux questions d'intérêt de l'étude.

Le choix d'un lac comprenant trois bassins, le lac Croche, a permis une comparaison entre deux bassins expérimentaux et un bassin contrôle. De plus, la prise de données préliminaires durant l'été précédant la perturbation rendit possible une



comparaison avant/après. Ces comparaisons entre sites d'un même lac permettent d'éliminer la variation liée à certaines variables environnementales. Ce design expérimental a permis de mettre en évidence des variations des communautés planctoniques liées à l'abaissement de la thermocline et au mélange accru. L'utilisation d'instruments permettant d'effectuer des profils verticaux de données physico-chimiques ainsi que de la biomasse de plancton animal et végétal a rendu possible la comparaison de la biomasse totale, mais aussi de la distribution verticale du plancton. Ces mêmes données, ainsi que d'autres provenant d'échantillons identifiés au microscope, ont servi à constater des changements au niveau de la composition taxonomique du plancton.

Le mélange imposé au bassin expérimental fut un succès, la thermocline s'y abaissa de 3 m. Cette modification de la structure thermique s'est aussi répandue au bassin intermédiaire où un abaissement de 1,5 m fut observé sans mélange. Ainsi, l'expérimentation comportait deux traitements : turbulence accrue et abaissement de la thermocline (Bassin 3) et abaissement de la thermocline seulement (Bassin 2). L'abaissement de la thermocline a modifié la distribution verticale du phytoplancton et du zooplancton. Certains phytoplanctons tels les algues vertes, les algues brunes et les cryptophytes furent avantagés par cette perturbation et ont vu leur biomasse augmenter. Le mélange accru a favorisé les algues vertes ainsi que certains zooplanctons, tout particulièrement les rotifères et les copépodes cyclopoïdes. Le seul groupe ayant été affecté négativement par l'expérimentation est celui formé par les cyanobactéries qui ont montré une diminution suite au mélange. La biomasse totale de phytoplancton a montré une relation unimodale avec la profondeur de la thermocline, augmentant jusqu'à environ 8 m. Plus en profondeur, la croissance du phytoplancton est trop fortement limitée par la lumière. La biomasse totale de zooplancton n'a pas montré de relation significative avec la profondeur de mélange bien que nous ayons observé des hausses marquées dans certains groupes. Ceci peut être expliqué par des changements compensatoires entre zooplanctons. La hausse de certains groupes venait seulement combler le vide créé par une diminution d'autres espèces de taille similaire.

L'utilisation d'instruments issus de technologie récente (FluoroProbe et LOPC) a permis d'échantillonner la communauté planctonique dans le gradient vertical de la colonne d'eau. Les techniques habituelles de prise d'échantillon à différentes profondeurs et d'identification au microscope apportent certes une plus grande précision au niveau de l'identification taxonomique, mais demandent beaucoup plus d'effort et de temps. Le FluoroProbe et le LOPC fournissaient respectivement des profils de quatre grands groupes taxonomiques de phytoplancton et de trois classes de taille de zooplancton. Ceux-ci rendent possible un suivi beaucoup plus régulier de la communauté, permettant de déceler les variations de celle-ci. Malgré le fait que ces instruments facilitent un suivi rapide et global du plancton, l'utilisation de la microscopie reste toutefois nécessaire afin de déceler des changements à l'intérieur de chacun des grands groupes. Par exemple, dans notre expérimentation, nous n'aurions pas pu savoir que les Chrysophytes constituaient la majorité des algues brunes présentes. L'hypothèse des changements compensatoires chez le zooplancton n'aurait pas non plus pu être mise de l'avant.

Cette étude portait uniquement sur la communauté planctonique du lac, mais de l'information sur les autres organismes constituant cet écosystème pourrait permettre de formuler des hypothèses plus précises par rapport aux variations observées. Des données sur les poissons planctivores et piscivores ainsi que sur les constituants de la boucle microbienne pourraient donner des indices sur d'éventuelles cascades trophiques provoquant les variations observées dans la communauté planctonique.

Afin de tirer plus de conclusions de cette recherche, il serait important qu'elle se poursuive encore sur plusieurs années. Il est fort probable que la communauté planctonique n'ait pas atteint un état d'équilibre ou encore qu'elle puisse présenter des fluctuations s'échelonnant sur plusieurs années. Un suivi à long terme permettrait de mettre ceux-ci en évidence. Dans le but de pouvoir appliquer les conclusions de cette recherche à d'autres lacs, il serait intéressant que ce projet se répète simultanément

dans plusieurs lacs d'une même région. Par exemple dans des lacs différents au niveau de leur niveau d'eutrophisation ou de leur utilisation par l'homme. Ceci pourrait permettre d'observer des réponses différentes à une même perturbation et ainsi de mieux comprendre les mécanismes régissant ces changements à l'intérieur du lac.

Tel qu'énoncé en introduction, l'étude réalisée permet une avancée dans la prédiction de l'effet sur le plancton d'une modification de la stratification thermique d'un lac. Cette situation a été évoquée comme conséquence potentielle d'une hausse des vents. L'augmentation des vents pouvant survenir suite à une l'élimination des arbres servant de « brise-vent » en bordure de lac. Cette perte de végétation pourrait avoir une source anthropique, la coupe intensive des arbres en bordure de lac, mais aussi une cause naturelle, le feu de forêt. Les changements climatiques pourraient aussi provoquer une hausse des vents. Ils pourraient également être responsables d'un abaissement de la thermocline lié à une baisse du DOC dans le lac causé par une diminution des précipitations lessivant ainsi moins de DOC du bassin versant vers le lac. De plus, l'utilisation du mélange est maintenant régulièrement utilisée afin d'enrayer la prolifération de cyanobactéries. Les conséquences de l'abaissement de la thermocline étant importantes il est primordial de les prendre en considération dans les stratégies de conservation des lacs et le développement de leurs bassins versants.

## APPENDICE A

### PLANCTON DU LAC CROCHE

#### ZOOPLANCTON

##### Cladocères

*Bosmina* sp.

*Daphnia catawba*

*Daphnia longiremis*

*Holopedium gibberum*

##### Diptères (larves)

*Chaoborus* spp.

##### Copépodes (Nauplii/Calanoïdes/Cyclopoïdes)

##### Rotifères

*Kellicotia longispina*

*Kellicotia bostoniensis*

*Keratella cochlearis*

*Keratella taurocephala*

*Keratella hiemalis*

*Polyarthra vulgaris*

*Lecane mira*

*Conochilus* sp.

*Conochiloides* sp.

*Trichocerca* spp.

*Brachionus* spp.

*Asplanchna* spp.

*Gastropus* spp.

*Filinia* spp.

## PHYTOPLANKTON

Algues vertes

*Ankistrodesmus*  
*Arthrodesmus*  
*Chlamydomonas*  
*Closteridium*  
*Closterium*  
*Cosmarium*

*Crucigenia*  
*Geminella*  
*Mougeotiopsis*  
*Platymonas*  
*Oocystis*  
*Tetraedron*

*Scenedesmus*  
*Staurastrum*  
*Staurodesmus*  
*Ulothrix*

Algues brunes

## Chrysophytes

*Chrysosphaerella*  
*Coelastrum*  
*Dinobryon*

*Epipyxis*  
*Gloeochloris*  
*Mallomonas*

*Phaeoschizochlamys*  
*Uroglena*

## Diatomées

*Amphipleura*  
*Asterionella*  
*Caloneis*

*Cocconeis*  
*Cyclotella*  
*Fragilaria*

*Frustulia*  
*Navicula*  
*Tabellaria*

## Dinoflagellés

*Gymnodinium*  
*Peridinium*

Cyanobactéries

*Arthrospira*  
*Chroococcus*

*Eucapsis*  
*Merismopedia*

Cryptophytes

*Cryptomonas*

## RÉFÉRENCES

- Antenucci J.P., Ghadouani A., Burford M.A. and Romero J.R. (2005) The long-term effect of artificial destratification on phytoplankton species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater Biology*, **50**, 1081-1093.
- Basu B.K. and Pick F.R. (1996) Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1572-1577.
- Becker A., Herschel A. and Wilhelm C. (2006) Biological effects of incomplete destratification of hypertrophic freshwater reservoir. *Hydrobiologia*, **559**, 85-100.
- Beisner B.E. (2001) Herbivory in variable environments: an experimental test of the effects of vertical mixing and *Daphnia* on phytoplankton community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 1371-1379.
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindstroem E.S., Barnett A. and Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, **87**, 2985-2991.
- Berger S.A., Diehl S., Kunz T.J., Albrecht D., Oucible A.M. and Ritzer S. (2006) Light supply, plankton biomass, and seston stoichiometry in a gradient of lake mixing depths. *Limnology and Oceanography*, **51**, 1898-1905.
- Berger S.A., Diehl S., Stibor H., Trommer G., Ruhenstroth M., Wild A., Weigert A., Jager C.G. and Striebel M. (2007) Water temperature and mixing depth affect timing and magnitude of events during spring succession of the plankton. *Oecologia*, **150**, 643-654.
- Berman T. and Shteinman B. (1998) Phytoplankton development and turbulent mixing in Lake Kinneret (1992-1996). *Journal of Plankton Research*, **20**, 709-726.
- Beutler M., Wiltshire K.H., Meyer B., Moldaenke C., Luering C., Meyerhoefer M., Hansen U. and Dau H. (2002) A fluorometric method for the differentiation of algal populations in vivo and in situ. *Photosynthesis Research*, **72**, 39-53.
- Burgi H. and Stadelmann P. (2002) Change of phytoplankton composition and biodiversity in Lake Sempach before and during restoration. *Hydrobiologia*, **469**, 33-48.
- Carignan R., D'Arcy P. and Lamontagne S. (2000) Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 105-117.

- Chavez F.P., Strutton P.G., Friederich C.E., Feely R.A., Feldman G.C., Foley D.C. and McPhaden M.J. (1999) Biological and chemical response of the equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Nino. *Science*, **286**, 2126-2131.
- Christensen M.R., Graham M.D., Vinebrooke R.D., Findlay D.L., Paterson M.J. and Turner M.A. (2006) Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Global Change Biology*, **12**, 2316-2322.
- DeStasio B.T., Hill D.K., Kleinhans J.M., Nibbelink N.P. and Magnuson J.J. (1996) Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1136-1149.
- Diehl S. (2002) Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecology*, **83**, 386-398.
- Diehl S., Berger S., Ptacnik R. and Wild A. (2002) Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Field experiments. *Ecology*, **83**, 399-411.
- Elliott J.A., Thackeray S.J., Huntingford C. and Jones R.G. (2005) Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lakes. *Freshwater Biology*, **50**, 1404-1411.
- Fee E.J., Hecky R.E., Kasian S.E.M. and Cruikshank D.R. (1996) Effects of lake size, water clarity, and climatic variability on mixing depths in Canadian Shield lakes. *Limnology and Oceanography*, **41**, 912-920.
- Finlay, K., Beisner, B. E. and Barnett, A. J. D. (2007) The use of the laser optical plankton counter to measure zooplankton size, abundance, and biomass in small freshwater lakes. *Limnology and Oceanography: Methods*, **5**, 41-49.
- France R. (1997) Land-water linkages: influences of riparian deforestation on lake thermocline depth and possible consequences for cold stenotherms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 1299-1305.
- George D.G. (1981) Wind-Induced Water Movements in the South Basin of Windermere. *Freshwater biology*, **11**, 37-60.
- George D.G. and Winfield I.J. (2000) Factors influencing the spatial distribution of zooplankton and fish in Loch Ness, UK. *Freshwater Biology*, **43**, 557-570.
- Gorham E. and Boyce F.M. (1989) Influence of lake surface-area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *Journal of Great Lakes Research*, **15**, 233-245.

- Gregor J. and Maralek B. (2004) Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll a: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. *Water research*, **38**, 517-522.
- Gregor J., Geris R., Marsalek B., Hetesa J. and Marvan P. (2005) In situ quantification of phytoplankton in reservoirs using a submersible spectrofluorometer. *Hydrobiologia*, **548**, 141-151.
- Griesbach S.J. and Peters R.H. (1991) The effects of analytical variations on estimates of phosphorus concentration in surface waters. *Lake Reservoir Management*, **7**, 97-106.
- Harris, G. and Griffiths, F. (1987) On means and variances in aquatic food chains and recruitment to the fisheries. *Freshwater Biology*, **17**, 381-386.
- Harris G., Griffiths F., Clementson L., Lyne V. and Van der Doe H. (1991) Seasonal and interannual variability in physical processes, nutrient cycling and the structure of the food chain in Tasmanian shelf waters. *Journal of Plankton Research*, **13**, 109-131.
- Heo W.M. and Kim B. (2004) The effect of artificial destratification on phytoplankton in a reservoir. *Hydrobiologia*, **524**, 229-239.
- Huisman J., Sharples J., Stroom J.M., Visser P.M., Kardinaal W.E.A., Verspagen J.M.H. and Sommeijer B. (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, **85**, 2960-2970.
- Huisman, J. and Weissing F. J. (1994) Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments - an elementary model. *Ecology*, **75**, 507-520.
- Huisman J. and Weissing F.J. (1995) Competition for Nutrients and Light in a Mixed Water Column - a Theoretical-Analysis. *American Naturalist*, **146**, 536-564.
- Hwang J.S., Costello J.H. and Strickler J.R. (1994) Copepod Grazing in Turbulent-Flow - Elevated Foraging Behavior and Habituation of Escape Responses. *Journal of Plankton Research*, **16**, 421-431.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Soendergaard M., Lauridsen T. and Landkildehus F. (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, **45**, 201-218.
- Kalff, J. (2002) *Limnology: Inland water ecosystems*. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice-Hall. 608 pages.
- Keller, W. (2009) Limnology in northeastern ontario: From acidification to multiple stressors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **66**, 1189-1198.



- Kiorboe T. and Saiz E. (1995) Planktivorous Feeding in Calm and Turbulent Environments, with Emphasis on Copepods. *Marine Ecology-Progress Series*, **122**, 135-145.
- Klausmeier C.A. and Litchman E. (2001) Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography*, **46**, 1998-2007.
- Kristensen P., Sondergaard M. and Jeppesen E. (1992) Resuspension in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, **228**, 101-109.
- Lampert W. (1993) Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie*. **39**, 79-88.
- Lampert, W. and Sommer, U. (1997) *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. New York: Oxford University Press. 382 pages.
- Legendre P. and Anderson M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, **69**, 1-24.
- Legendre P. and Gallagher E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271-280.
- Legendre, P. and Legendre, L. (1998) *Numerical ecology, 2nd english edition*. Amsterdam: Elsevier. 853 pages.
- Leibold M.A. (1990) Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. *Limnology and Oceanography*, **35**, 938-944.
- Lewis D.M. and Pedley T.J. (2001) The influence of turbulence on plankton predation strategies. *Journal of Theoretical Biology*, **210**, 347-365.
- Litchman E. (2000) Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology*, **44**, 223-235.
- Longhi, M. L. and Beisner, B. E. (2009) Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *Journal of Plankton Research*.
- Loose C. (1993) *Daphnia* diel vertical migration behaviour: Response to vertebrate predator abundance. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie*, **39**, 29-36.
- Masson S., Pinel-Alloul B. and Dutilleul P. (2004) Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Quebec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, meta- and hypolimnion strata. *Journal of Plankton Research*, **26**, 1441-1458.

- Metcalf A.M., Pedley T.J. and Thingstad T.F. (2004) Incorporating turbulence into a plankton foodweb model. *Journal of Marine Systems*, **49**, 105-122.
- Oksanen J., Roeland K., Legendre P., O'Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. and Wagner H. (2009) vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Osborn T. (1996) The role of turbulent diffusion for copepods with feeding currents. *Journal of Plankton Research*, **18**, 185-195.
- Pace M.L., Findlay S.E.G. and Lints D. (1992) Zooplankton in advective environments: The Hudson River community and a comparative analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1060-1069.
- Petersen J.E., Sanford L.P. and Kemp W.M. (1998) Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems. *Marine Ecology-Progress Series*, **171**, 23-41.
- Pinel-Alloul B. (1995) Spatial Heterogeneity as a Multiscale Characteristic of Zooplankton Community. *Hydrobiologia*, **301**, 17-42.
- Pinel-Alloul B., Downing J.A., Perusse M. and Codinblumer G. (1988) Spatial Heterogeneity in Fresh-Water Zooplankton - Variation with Body Size, Depth, and Scale. *Ecology*, **69**, 1393-1400.
- Ptacnik R., Diehl S. and Berger S. (2003) Performance of sinking and nonsinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depths. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1903-1912.
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reynolds, C. S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. New York: Cambridge University Press. 390 pages.
- Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L. and Melo S. (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, **24**, 417-428.
- Reynolds C.S., Wiseman S.W. and Clarke M.J.O. (1984) Growth-Rate and Loss-Rate Responses of Phytoplankton to Intermittent Artificial Mixing and Their Potential Application to the Control of Planktonic Algal Biomass. *Journal of Applied Ecology*, **21**, 11-39.

- Rhew K., Baca R.M., Ochs C.A. and Threlkeld S.T. (1999) Interaction effects of fish, nutrients, mixing and sediments on autotrophic picoplankton and algal composition. *Freshwater Biology*, **42**, 99-109.
- Ringelberg J. (1991) A mechanism of predator-mediated induction of diel vertical migration in *Daphnia hyalina*. *Journal of Plankton Research*, **13**, 83-89.
- Rothschild B.J. and Osborn T.R. (1988) Small-Scale Turbulence and Plankton Contact Rates. *Journal of Plankton Research*, **10**, 465-474.
- Sanders R. and Porter K. (1988) Phagotropic phytoflagellates. *Advances in Microbial Ecology*, **10**, 167-192.
- Saiz E., Alcaraz M. and Paffenhofer G.A. (1992) Effects of Small-Scale Turbulence on Feeding Rate and Gross-Growth Efficiency of 3 *Acartia* Species (Copepoda, Calanoida). *Journal of Plankton Research*, **14**, 1085-1097.
- Saiz E. and Kiorboe T. (1995) Predatory and Suspension-Feeding of the Copepod *Acartia tonsa* in Turbulent Environments. *Marine Ecology-Progress Series*, **122**, 147-158.
- Schindler D.W. (2001) The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 18-29.
- Schindler D.W. (1997) Widespread effects of climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological Processes*, **11**, 1043-1067.
- Schindler D.W., Bayley S.E., Parker B.R., Beaty K.G., Cruikshank D.R., Fee E.J., Schindler E.U. and Stainton M.P. (1996) The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1004-1017.
- Schindler D.W., Beaty K.G., Fee E.J., Cruikshank D.R., Debruyn E.R., Findlay D.L., Linsey G.A., Shearer J.A., Stainton M.P. and Turner M.A. (1990) Effects of Climatic Warming on Lakes of the Central Boreal Forest. *Science*, **250**, 967-970.
- Scully N.M., Leavitt P.R. and Carpenter S.R. (2000) Century-long effects of forest harvest on the physical structure and autotrophic community of a small temperate lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 50-59.
- Sluss T.D., Cobbs G.A. and Thorp J.H. (2008) Impact of turbulence on riverine zooplankton: a mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, **53**, 1999-2010.
- Snucins E. and Gunn J. (2000) Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1639-1646.

- SolarBee inc. (2007) *Solar Powered, Long Distance, Water circulation*.  
<http://www.solarbee.com/>
- Sommer, U. (1989) *Plankton ecology: Succession in plankton communities*. New York: Springer-Verlag. 369 pages.
- Stewart-Oaten A., Murdoch W.W. and Parker K.R. (1986) Environmental Impact Assessment: "Pseudoreplication" in Time? *Ecology*, **67**, 929-940.
- Straile D., Johnk K. and Rossknecht H. (2003) Complex effects of winter warming on the physicochemical characteristics of a deep lake. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1432-1438.
- Sverdrup H.U. (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *ICES Journal of Marine Science*, **18**, 287-295.
- Thackeray S.J., George D.G., Jones R.I. and Winfield I.J. (2006) Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community. *Aquatic Ecology*, **40**, 23-32.
- Thackeray S.J., George D.G., Jones R.I. and Winfield I.J. (2004) Quantitative analysis of the importance of wind-induced circulation for the spatial structuring of planktonic populations. *Freshwater Biology*, **49**, 1091-1102.
- Thorp J.H. and Mantovani S. (2005) Zooplankton of turbid and hydrologically dynamic prairie rivers. *Freshwater Biology*, **50**, 1474-1491.
- Tirok K. and Gaedke U. (2007) The effect of irradiance, vertical mixing and temperature on spring phytoplankton dynamics under climate change: long-term observations and model analysis. *Oecologia*, **150**, 625-642.
- Vinebrooke R.D., Cottingham K.L., Norberg J., Scheffer M., Dodson S.I., Maberly S.C. and Sommer U. (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, **104**, 451.
- Visser A.W., Saito H., Saiz E. and Kiorboe T. (2001) Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea. *Marine Biology*, **138**, 1011-1019.
- Visser A.W. and Stips A. (2002) Turbulence and zooplankton production: insights from PROVESS. *Journal of Sea Research*, **47**, 317-329.
- Visser P.M., Ibelings B.W., Veer B.V.D., Koedood J. and Mur L.R. (1996a) Artificial mixing prevents nuisance blooms of the cyanobacterium *Microcystis* in Lake Nieuwe Meer, the Netherlands. *Freshwater Biology*, **36**, 435-450.

- Visser P.M., Massaut L., Huisman J. and Mur L.R. (1996b) Sedimentation losses of *Scenedesmus* in relation to mixing depth. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie*, **136**, 289-308.
- Weithoff G. (2003) The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton - a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, **48**, 1669-1675.
- Weithoff G., Lorke A. and Walz N. (2000) Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton, and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake. *Oecologia*, **125**, 91-100.
- Wetzel, R.G. and Likens G. (1991) *Limnological Analysis*. 2<sup>nd</sup> Edn. New York: Springer-Verlag, 391 pages.
- Wetzel, R. (2001) *Limnology*, 3 E. lake and river ecosystems. San Diego : Academic Press, 850 pages.
- Wiens J.A. (1989) Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385-397.
- Wintermans J.F. and de Mots A. (1965) Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et biophysica acta*, **109**, 448-453.